ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.82 : 581.544

© М. А. Романова, Г. М. Борисовская

ПРИНЦИПЫ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВЕГЕТАТИВНОГО ТЕЛА ПАПОРОТНИКОВ: ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

M. A. ROMANOVA, G. M. BORISOVSKAYA.
PRINCIPLES OF THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF FERN VEGETATIVE BODY: ONTOGENETIC APPROACH TO THE PROBLEM

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812) 328-97-03
E-mail: marinaromanova@mail.ru; borisovskaya@mail.ru

Поступила 12.05.2003
Окончательный вариант получен 15.09.2003

Изучение развития структуры побега папоротников (*Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pteridium aquilinum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* и *Matteuccia struthiopteris*) выявило его принципиальное отличие от вегетативного тела семенного растения: в онтогенезе спорофита папоротников не формируется корневая система, полярная по отношению к побеговой, а все его органы (листья, корни, ветви) образуются из апикальной меристемы. Дифференциация сердцевины и цилиндра проводящих тканей из апикальной меристемы не зависит от образования боковых органов; заложение листьев вызывает паренхиматизацию листовых лакун. Определена элементарная структурная единица вегетативного тела папоротников, состоящая из листа, одновременно образующегося с ним корня и расположенного над листом междоузлия; почки в составе фитомера нет. Определено, что ветвление *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pteridium aquilinum* и *Athyrium filix-femina* дихотомическое, а «филлогенные» почки *Dryopteris carthusiana* и *Matteuccia struthiopteris* придаточные. Выявлено, что степень разрастания междоузлий и частота ветвления, определяющие особенности биоморф, коррелируют с объемом апекса и числом ежегодно образующихся из апикальной меристемы фитомеров.

Ключевые слова: вегетативное тело папоротников, морфогенез, апикальная меристема, элементарный метамер, ветвление, стела.

Папоротникам определяют ключевую позицию в филогенетической системе высших растений как предполагаемым предкам семенных растений (Zimmerman, 1952; Тахтаджян, 1956), видя в строении семязачатка черты сходства с синангиями разноспоровых папоротников, а в строении их вегетативного тела — этап становления вегетативного тела семенных растений. В качестве основного аргумента для последнего суждения приводят наличие теломных листьев у папоротников и семенных растений, но обсуждаются также возможные связи между основными типами стелы, способами ветвления (Goebel, 1928; Troll, 1937; Серебряков, 1952) папоротников и семенных растений.

Накапливаются факты, свидетельствующие о принципиальных отличиях организации вегетативного тела папоротников и семенных растений. А. П. Хохряков (1979) даже определяет папоротники как «предпобеговые» растения из-за отсутствия пазушных почек, закономерно связанных в своем возникновении с листом. Морфологи (Державина, 1993; Шорина, 1993) отводят первостепенную роль в структуре тела папоротников листу и связанному с ним корню, описывая побеги, по крайней мере так называемых короткокорневищных папоротников как совокупность филлориз, и возвращаясь, таким образом, к взглядам G. Chauveaud (1906, цит. по: Мейер, 1958) и К. И. Мейера (1955). Анатомы, экспериментально изучавшие гистогенез папоротников, напротив, считают, что ткани осевой части побега развиваются из апикальной меристемы вне связи с образованием листьев, т. е. принципиально иначе, чем у семенных растений (Wardlaw, 1943, 1944; Steeves, 1963; Ma, Steeves, 1992, 1994, 1995). Наименее изучен вопрос о морфологическом статусе корня в структуре вегетативного тела папоротников. Обычно корни папоротников описывают как придаточные. В отношении первого корня спорофита существует мнение, что он гомологичен главному корню семенных растений (Воронин, 1964). Однако P. Groff и D. Kaplan (1988) вслед за K. Goebel (1928) предполагают, что корни папоротников принципиально отличаются от корней семенных растений, поскольку закладываются в верхушке побега, как и у других несеменных растений.

Таким образом, нет единого мнения не только о статусе вегетативного тела папоротников в морфологической эволюции высших растений, но и относительно принципов его организации.

Успехи анатомии растений стали стимулом к разработке теорий, объясняющих происхождение органов высших растений. Концепция стелы послужила одним из доказательств теломной теории (Zimmerman, 1956); теория листовых следов подтверждает взгляд на побег как единый орган растений (Радкевич, 1947); позже была установлена связь между заложением органов побега и дифференциацией его тканей (Кондратьева-Мельвиль, 1956; Василевская, 1962; Василевская и др., 1983). Основываясь на изучении семенных растений, эти работы показали методологическую ценность онтогенетического подхода к изучению принципов организации растений и перспективность его применения для папоротников.

Все это определило основную цель нашей работы — выявить принципы структурной организации вегетативного тела папоротников, основываясь на изучении формирования внешней и внутренней структуры в онтогенезе особи, а также взаимосвязи между заложением органов и развитием тканей.

Материал, представленный в данной статье, обобщает серию исследований, объектами которых были обычные во флоре Ленинградской обл. папоротники. Среди них 3 длиннокорневищных папоротника, 2 из которых сходны по внешнему и внутреннему строению, но различаются по ритмике образования листьев (*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt и *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), а 3-й вид резко отличается анатомически и морфологически (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). Были изучены также короткокорневищный розеточный папоротник (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), а также папоротники, у которых в структуре особи наряду с розеточными побегами есть и столоны (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs и *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.). Указанные папоротники в рамках существующих систем (Шорина, 1994; Гуреева, 1997) принадлежат к разным жизненным формам, поэтому крайне важным было выделить в их структуре те черты, которые отражают общие принципы организации, определить и те, которые связаны с разными способами ее реализации через адаптационные стратегии разных биоморф.

Апикальная меристема

Исключительная роль апикальной меристемы побега в формировании его органов и тканей обусловила пристальный интерес к ее структуре. Многочисленные исследования позволили составить представление о цито-гистологической зональности меристемы семенных растений, связывающей структуру апекса с его производными. Роль апикальной меристемы в формировании структуры побега папоротников неясна, в частности, это касается связи проводящих тканей побега со структурой апикальной меристемы и образованием органов. В экспериментах продемонстрирована способность апикальной меристемы формировать проводящие и паренхимные ткани в отсутствие листьев. Не подтвержденные данными о формировании этих тканей у интактных растений, подобные выводы не всеми воспринимаются как убедительные (Esau, 1965). Относительно строения апикальной меристемы папоротников существуют различные точки зрения, которые можно объединить в 2 альтернативные концепции. Одни авторы (Bierhorst, 1977) отводят апикальной клетке основную роль в органо- и гистогенезе, прослеживая в структуре меристемы клеточные генерации (мерофиты) — производные апикальной клетки. Другие, признавая образовательную функцию апикальной клетки, придают основное значение в морфогенезе побега многоклеточности апикальной меристемы (Wardlaw, 1963, 1968; McAlpine, White, 1974; Ma, Steeves, 1994), порой гомологизируя ее с апикальной меристемой побега семенных растений (Stevenson, 1978).

Апикальная меристема *G. dryopteris*, *Ph. connectilis*, *Pt. aquilinum*, *A. filix-femina*, *M. struthiopteris* и *D. carthusiana* — многоклеточная, с единственной апикальной клеткой, характерной для всех несеменных растений (Романова, 2002). Для описания ее структуры мы принимаем классификацию D. Stevenson (1978), в соответствии с которой в апикальной меристеме всех этих папоротников выделяется 3 зоны, различающиеся по величине и форме клеток (рис. 1, *а—з*; табл. I, *а*). Тетраэдрическая апикальная клетка и примыкающие к ней 7—15 (у разных видов) призматических клеток составляют зону поверхностных инициалей. Зона подповерхностных инициалей состоит из 5—15 изодиаметрических клеток, образовавшихся в результате периклинальных делений апикальной и ближайших к ней призматических клеток. Эти 2 зоны окружены несколькими десятками более мелких изодиаметрических или прямоугольных клеток, определяемых как чашевидная зона.

При принципиальном сходстве строения апикальной меристемы у розеточных и длиннокорневищных папоротников у первых объем зоны подповерхностных инициалей больше (рис. 1, *г*) и сердцевина шире, чем у последних (рис. 1, *а—в*). Связь морфологии побега с особенностями строения апекса подтверждается на примере *D. carthusiana* и *M. struthiopteris*, в составе особи которых имеется 2 типа побегов: розеточные и столоновидные. Соотношение зон в апексе розеточных побегов обоих папоротников (рис. 1, *д*, *ж*) такое же, как у розеточного *A. filix-femina* (рис. 1, *г*), а в апексе столонов (рис. 1, *е*, *з*) сходно с таковым у длиннокорневищных *Pt. aquilinum*, *Ph. connectilis* и *G. dryopteris*. Выявленная у 6 видов папоротников связь между зональностью апикальной меристемы и внутренней структурой корневища согласуется с точкой зрения Y. Ma и T. Steeves (1992) об опосредованном влиянии зоны подповерхностных инициалей на объем апекса и диаметр сердцевины. Сходная взаимосвязь в соотношении формы апекса, объема «сердцевинной» меристемы (rib-meristem) со степенью разрастания междоузлий отмечена у однодольных растений (Stant, 1954). Эта закономерность подтверждается и сопряженным изменением структуры апекса и внутреннего строения корневищ в онтогенезе спорофитов *D. carthusiana* и *A. filix-femina*: в фазе проростка апикальная меристема малоклеточная и сердцевина не развивается. Появление сердцевины у ювенильных спорофитов связано с увеличением объема меристемы и появлением подповерхностных инициалей (Борисовская, Романова, 1999; Романова, 2002).

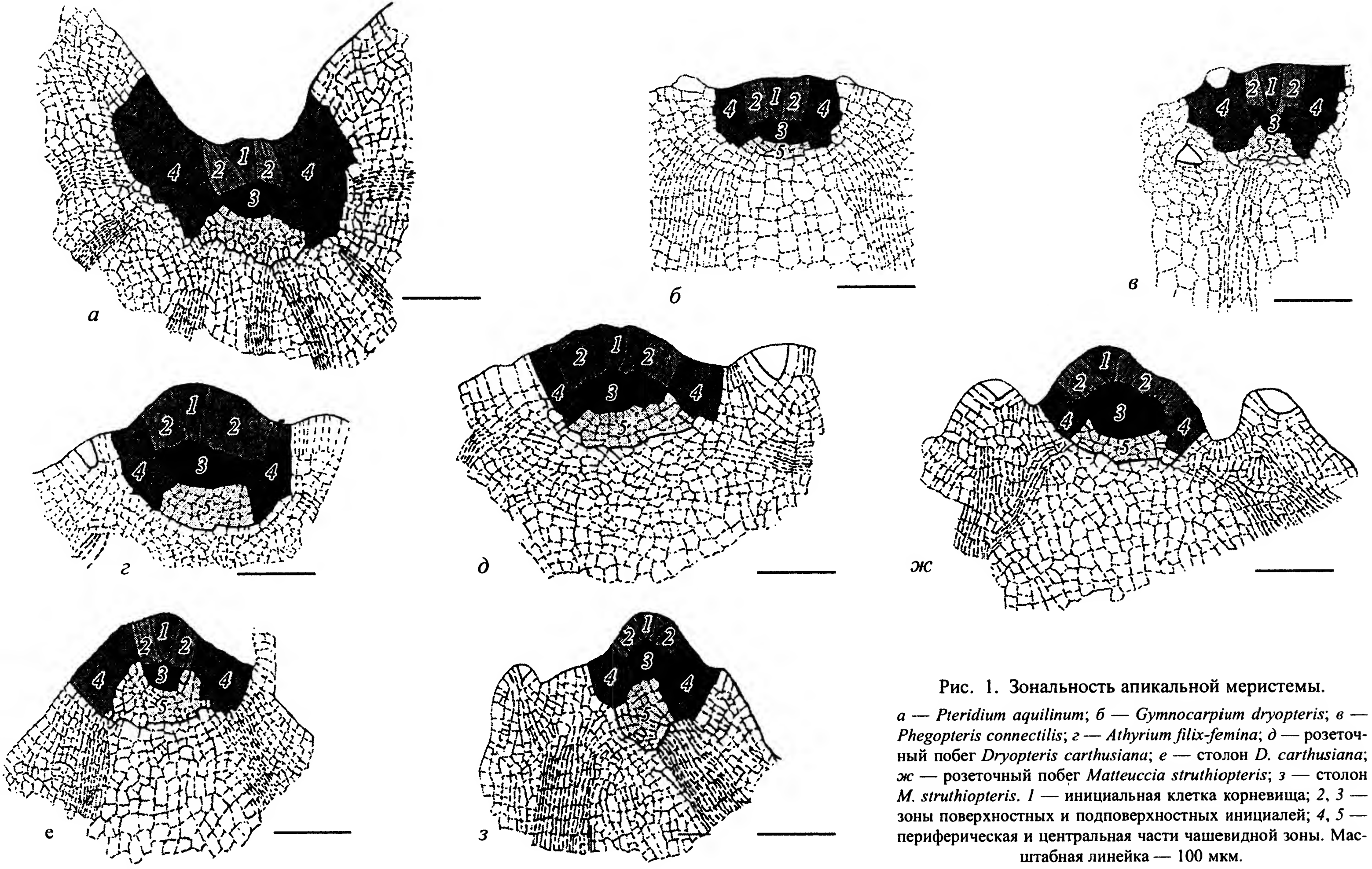


Рис. 1. Зональность апикальной меристемы.

а — *Pteridium aquilinum*; *б* — *Gymnocarpium dryopteris*; *в* — *Phegopteris connectilis*; *г* — *Athyrium filix-femina*; *д* — розеточный побег *Dryopteris carthusiana*; *е* — столон *D. carthusiana*; *ж* — розеточный побег *Matteuccia struthiopteris*; *з* — столон *M. struthiopteris*. *1* — инициальная клетка корневища; *2*, *3* — зоны поверхностных и подповерхностных инициалей; *4*, *5* — периферическая и центральная части чашевидной зоны. Масштабная линейка — 100 мкм.

Топографически структура апикальной меристемы папоротников напоминает меристему побега семенного растения, что дало основание Stevenson (1978) сравнивать поверхностные и подповерхностные инициали апикальной меристемы папоротников с центральной зоной апикальной меристемы семенных растений, а периферическую и центральную части чашевидной зоны — с периферической и колончатой меристемами. Однако наличие единственной инициальной клетки и комплекса связанных с ней призматических клеток склоняет к той точке зрения, что апикальная меристема папоротников по структуре принципиально отличается от меристемы побега семенного растения. Вопрос об особом статусе единственной апикальной клетки в многоклеточной меристеме папоротников остается открытым, пока не будет достаточно полно выяснена ее роль в морфогенезе побега. В последние годы все чаще высказывается мысль о том, что некоторые клетки в пределах меристем выполняют в большей степени регуляторную и стабилизирующую, чем меристематическую, функции (Steeves, Sussex, 1989; Barlow, 1994; Poethig, 1997; Hill, 2001).

Образование органов вегетативного тела папоротников

Образование листьев у *G. dryopteris*, *Ph. connectilis*, *Pt. aquilinum*, *A. filix-femina*, *M. struthiopteris* и *D. carthusiana* происходит сходным образом. Инициация листа начинается с обособления в поверхностном слое среди призматических инициалей одной более крупной апикальной клетки листа (табл. I, *б*, *в*).

Одновременно с возникновением апикальной клетки листа среди поверхностных инициалей в глубине апекса среди клеток периферической части чашевидной зоны на той же ортостихе обособляется инициальная клетка корня в форме равностороннего тетраэдра (табл. I, *г*). Инициальная клетка корня возникает в той части апикальной меристемы, клетки которой еще одинаковы по величине и форме. Прослеживая дифференциацию клеток этой части чашевидной зоны в ткани побега, можно с уверенностью сказать, что апикальная клетка корня обособляется в том ряду инициалей, которые впоследствии, после тангентального деления, дифференцируются в эндодерму и перицикл.

Апикальные клетки побега, листа и корня существенно различаются по размерам, форме и способу делений. Апикальная клетка побега в форме перевернутого тетраэдра, основание которого находится на поверхности апекса (длина ее боковой грани около 50 мкм), делится параллельно трем граням, обеспечивая радиальную симметрию побега (табл. I, *а*—*г*). Апикальная клетка листа самая крупная (до 70 мкм) и приобретает линзовидную форму вследствие разрастания только в одной плоскости (табл. I, *г*—*е*). Деления параллельно двум ее граням обеспечивают дорсовентральную симметрию листа. Апикальная клетка корня, имеющая форму равностороннего тетраэдра, основание которого обращено к поверхности стебля, меньше, чем апикальные клетки побега и листа — длина ее грани 35—40 мкм. Ее деления происходят параллельно всем четырем граням, с самых первых этапов морфогенеза образуя не только ткани корня, но и корневой чехлик (табл. I, *ж*—*з*).

Органообразовательная деятельность апикальной меристемы папоротников существенно отличается от таковой семенных растений. Одно из отличий относится к способу образования листа. В отличие от семенных растений, у которых листовой бугорок появляется вследствие пролиферации клеток во 2—3-м слоях конуса нарастания, у всех изученных нами папоротников, а также у *Dicksonia squarrosa* (Hebant-Mauri, 1975), возникновение апикальной клетки листа отражает задержку в делении и последующее увеличение размеров одной из поверхностных инициалей.

«Смятые» в результате разрастания апикальной клетки поверхностные инициали с ее адаксиальной стороны C. Wardlaw (1943, 1946) описал как «обособленные меристемы», гомологизируя их с пазушной меристемой семенных растений, из которой пазушные почки не развиваются. Другая, на наш взгляд, принципиально важная особенность апикальной меристемы папоротников — закономерное образование ею не только листа, но и корня. Наличие единственной апикальной клетки не только в апикальной меристеме побега, но и в меристемах всех образующихся из нее органов вегетативного тела является характерной чертой папоротников.

Дифференциация тканей корневища

Наблюдение за развитием тканей *G. dryopteris*, *Ph. connectilis*,, *Pt. aquilinum*, *A. filix-femina*, *M. struthiopteris* и *D. carthusiana* из апикальной меристемы показало, что сердцевина, паренхима первичной коры, прокамбиальные, а затем и проводящие ткани в форме цилиндра образуются из клеток чашевидной зоны апикальной меристемы независимо от заложения листьев (Романова, 1998). Особенно наглядно это проявляется у длиннокорневищных папоротников, которые ежегодно образуют

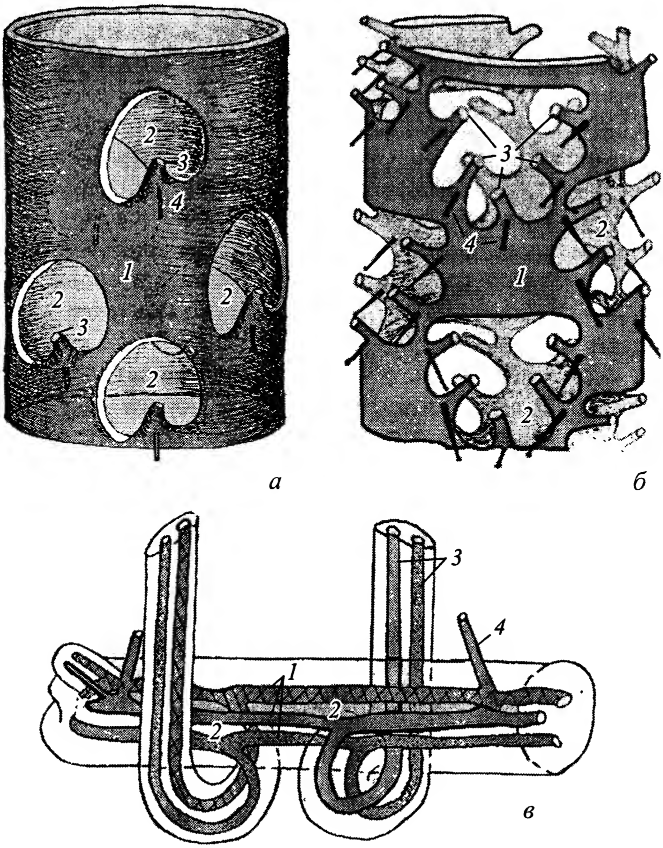


Рис. 2. Объемная реконструкция проводящей системы корневищ.

а — *Athyrium filix-femina*; *б* — *Dryopteris carthusiana*; *в* — *Gymnocarpium dryopteris*. *1* — проводящие ткани стелы; *2* — листовая лакуна; *3* — пучок листового следа; *4* — проводящий пучок корня.

лишь 1 или 2 листа (табл. I, *а*; II, *а*, *б*). Заложение листа вызывает паренхиматизацию клеток чашевидной зоны над инициальной клеткой корня — образование листовой лакуны (табл. II, *г*). Независимо от числа пучков листового следа (1 — у *A. filix-femina*, 2 — у *G. dryopteris*, *Ph. connectilis*, 3—9 — у *Pt. aquilinum*, *M. struthiopteris* и *D. carthusiana*) узел у всех изученных папоротников однолакунный (рис. 2, *а—в*). При последующем росте корневища листовая лакуна разрастается акропетально, в нижней части которой отходит корневой след (табл. II, *д*). Протяженность листовой лакуны в корневищах разных папоротников различается и зависит от степени разрастания междоузлий: у короткокорневищных папоротников лакуна равна размеру основания листа, тогда как у длиннокорневищных папоротников протяженность каждой лакуны составляет 2—3 междоузлия, в зависимости от филлотаксиса.

Таким образом, изучение дифференциации тканей в корневищах 6 видов папоротников показало принципиальное отличие диктиостелы папоротников от эвстелы семенных растений. Если эвстела образована системой листовых следов (Кондратьева-Мельвиль, 1956), то диктиостела представляет собой рассеченный паренхимой листовых лакун цилиндр проводящих тканей, окружающих сердцевину, которые формируются из апикальной меристемы независимо от образования боковых органов (Романова, 1998), в то время как образование листа вызывает паренхиматизацию листовой лакуны.

Ветвление

О природе ветвления папоротников нет единого мнения. Это противоречие проявляется в том, что ветвление папоротников, о которых идет речь в статье, разные исследователи определяют по-разному. Так, ветвление *Pt. aquilinum* описывают как дихотомическое, верхушечно-боковое, акрогенное, трактуя последнее как разновидность дихотомического (Troll, 1937) или бокового (Серебряков, 1952); ветвление *A. filix-femina* как акрогенное (Гуреева, 1997) или филлогенное, т. е. боковое, но не пазушное (Серебряков, 1952; Шорина, 1994).

Наше исследование показывает, что и у длиннокорневищных папоротников *Pt. aquilinum* (табл. III, *а*), *G. dryopteris* (табл. III, *б*), *Ph. connectilis*, и у короткокорневищного *A. filix-femina* ветвление происходит сходным образом. У всех этих папоротников выявлено, что ветвлению предшествуют изменение филлотаксиса и образование так называемого углового листа, которое ранее было отмечено J. Velenovsky (1905) и Goebel (1928) только для «акрогенно ветвящихся» *Gymnocarpium*, *Phegopteris* и *Thelypteris*. Вследствие образования «углового» листа у всех папоротников развивается дополнительная листовая лакуна. Очевидно, изменение филлотаксиса коррелирует с увеличением объема апикальной меристемы, которое затем сопровождается и изменением ее структуры: происходят многократные периклинальные деления апикальной и ближайших к ней призматических клеток, а из крайних призматических клеток одновременно обособляются 2 новые инициальные клетки. Беспорядочная пролиферация клеток в центральной части апикальной меристемы вызывает ее паренхиматизацию и превращение в небольшой паренхимный бугорок, по краям которого формируются 2 новые меристемы ветвей (табл. III, *в*, *г*).

Сходную картину при ветвлении *Lygodium* наблюдал R. Mueller (1982), определив такой тип ветвления, как дихотомический. Нами отмечено образование одинаковых по строению ветвей, идентичных материнскому корневищу у *G. dryopteris*, *Ph. connectilis*, *Pt. aquilinum* и *A. filix-femina* (Борисовская, Романова, 1997, 1998; Борисовская и др., 2001), что, по мнению D. Stenzel (1942, цит. по: Wardlaw, 1943) и

Р. А. Ворониной (1981), также служит косвенным свидетельством дихотомической природы их ветвления. Перечисленные факты могут, по нашему мнению, служить доказательством гипотезы о дихотомическом характере ветвления папоротников (Wardlaw, 1943, 1946; Bierhorst, 1971; Ogura, 1972; Hagemann, 1976; Mueller, 1982).

Ветвления верхушки розеточных побегов у двух других папоротников (*D. carthusiana* и *M. struthiopteris*) не было обнаружено. Развитие столоновидных корневищ у этих папоротников связано с так называемыми «филлогенными» почками, которые образуются в числе 1—3 на абаксиальной стороне некоторых филлоподиев на некотором удалении от верхушки корневища (табл. III, *д*). Эти почки возникают не регулярно, нередко на месте придаточных корней или вместо них — при возникновении почки корень на этом месте обычно не развивается. Анатомическое строение образующегося столоновидного корневища не идентично строению материнского корневища, как это бывает при верхушечном ветвлении, а его стела имеет вид единственного проводящего тяжа, контактирующего с одной из меристел розеточного побега вблизи нижней части листовой лакуны. Изучение формирования этих «филлогенных» почек показало, что они закладываются эндогенно в нижней части листовой лакуны (табл. III, *е*). Полагаем, что эндогенный способ заложения почек, их образование, к тому же нерегулярное, в уже сформированной части корневища указывают на то, что «филлогенные» почки по своей природе придаточные. Вероятно, в момент заложения эти придаточные меристемы неспецифичны и обычно развиваются в придаточные корни, но могут образовывать и почки. Явление «превращения» корней в почки у папоротников описал S. Rostowzew (1890).

Структурная организация и адаптационные стратегии (заключение)

Оценить эволюционный статус вегетативного тела папоротников и морфогенетические возможности адаптационных стратегий невозможно без четкого представления о принципах структурной организации. Исходя из того, что вид существует в виде конкретной жизненной формы, мы попытались разделить те черты в строении вегетативного тела, которые характеризуют общие принципы его организации, и те, которые отражают разные пути морфологических перестроек этой общей структурной основы через адаптационные стратегии разных биоморф.

Проблема поиска основной структурной единицы растения как открытой системы не нова. В этом направлении работают морфологи, которые изучают эволюцию жизненных форм и их классификацию (Гатцук, 1974; Хохряков, 1979; Шорина, 1994). Используемый Н. И. Шориной (1993, 1994) и Н. М. Державиной (1993) термин «филлориза», на наш взгляд, довольно полно описывает структурную единицу побега папоротников. Однако первоначально этот термин использовался Chauveaud (1906, цит. по: Мейер, 1958) в его филогенетической концепции происхождения вегетативного тела папоротников. Принимая для описания наименьшей структурной единицы наиболее употребительный в современной ботанической литературе термин «фитомер» (как синоним термина «элементарный метамер»), вслед за J. H. Priestley (1931) и Т. И. Серебряковой (1971), мы придаем ему сугубо онтогенетический смысл как повторяющейся структурной единице морфогенеза апикальной меристемы.

Так же как и побег семенного растения, вегетативное тело папоротников имеет метамерное строение, но повторяющиеся структурные единицы семенных растений и папоротников существенно различаются. Фитомер семенного растения состоит из листа, связанной с ним пазушной почки и расположенного под ними междоузлия. Фитомер папоротников включает участок стебля с листом и корнем, которые не только закономерно и одновременно возникают в апикальной меристеме, но и взаимосвязаны гистологически: независимо от внешнего и внутреннего строения корневища корень всегда располагается на нижней границе листовой лакуны. Наблюдения за соотносительным развитием осевой части корневища и его боковых органов, а также связи в дифференциации тканей листа и оси показывают, что с развитием листа коррелируют рост и развитие тканей в междоузлии, расположенном над листом. Поэтому наряду с листом и корнем в состав фитомера папоротников мы включаем междоузлие, расположенное не под листом, как у побега семенных растений, а над ним. У тех папоротников, листовой след которых, так же как и корневой, отходит в нижней части листовой лакуны (однопучковый листовой след *A. filix-femina* и медианный пучок многопучкового листового следа *M. struthiopteris* и *D. carthusiana*), между проводящими тканями листа и корня устанавливается гистологическая связь. У других видов, листовые следы которых отходят от диктиостелы в средней части листовой лакуны, непосредственного контакта проводящих тканей листа и корня нет.

Взаимосвязь листа и корня в вегетативном теле папоротников хорошо выражена и морфологически, особенно у короткокорневищных папоротников: прорастая сквозь кору их корни оказываются на поверхности на абаксиальной стороне основания листа. Это и дало основание некоторым морфологам (Гуреева, 1990; Державина, 1993; Шорина, 1993, 1994) считать филлоризу наименьшей повторяющей структурной единицей вегетативного тела этих папоротников.

Корень, образующийся одновременно с листом, не всегда единственный в составе каждого метамера, как у *A. fiix-femina* и *G. dryopteris*. У остальных исследованных видов в каждом междоузлии может быть несколько корней (2—3 — у *Ph. connectilis* и 3—7 — у *Pt. aquilinum*, *M. struthiopteris* и *D. carthusiana*). Такая особенность характерна для папоротников с многопучковым листовым следом, где листовые и корневые следы отходят вблизи друг от друга по краям листовой лакуны. Однако в отличие от первого корня, возникающего одновременно с листом, следующие корни образуются ниже апекса, эндогенно в прокамбии листовых следов. Поэтому у всех папоротников только первый корень является «апицегенным» (Воронин, 1964), или «стеблеродным» (shoot-born) (Goebel, 1928; Groff, Kaplan, 1988), в то время как остальные являются «истинно придаточными».

Такая структура фитомера определяется на первых этапах онтогенеза спорофита: инициальная клетка 1-го корня образуется из той же апикальной меристемы, что и инициальная клетка 1-го листа (табл. III, *ж*). Таким образом, уже первые этапы онтогенеза спорофита папоротников принципиально отличают его от семенного растения: если у семенных растений на первых этапах онтогенеза биполярного зародыша обособляются 2 полюса роста — апексы побега и корня, то у папоротника единственная апикальная меристема дает и 1-й лист, и 1-й корень униполярного спорофита, что согласуется с данными Bierhorst (1971) о том, что такая полярность устанавливается уже на стадии «квадранта», клетки которого дадут апикальную меристему побега, 1-го листа, 1-го корня и гаустории. Вследствие того, что все органы вегетативного тела папоротников (листья, корни, осевая часть) образуются из апикальной меристемы побега, у папоротников в отличие от семенных растений нет корневой системы, полярной по отношению к побеговой.

В дискуссии о приоритетном значении в формировании побега папоротников (особенно короткокорневищных) листа или оси дополнительные аргументы дает изучение формирования стелы. Анализируя роль апикальной меристемы и листа в развитии тканей побега, мы пришли к убеждению о первостепенной роли апикальной меристемы в формировании цилиндра проводящих тканей, тогда как с листьями связана паренхиматизация листовых лакун. Наши исследования доказывают, что формирование тканей оси у короткокорневищных и длиннокорневищных папоротников происходит сходным образом, а их проводящая система представляет собой типичную диктиостелу, хотя у короткокорневищных папоротников «стеблевые» меристелы трудно отличимы от многопучковых листовых следов.

Очевидно значение ветвления для увеличения ассимиляционной поверхности растения. Стратегическая значимость ветвления для освоения местообитаний особенно подчеркивается специалистами, изучающими биоморфы (Хохряков, 1979; Шорина, 1994; Гуреева, 1997). Не определив тип ветвления, нельзя говорить ни об эволюции вегетативного тела, ни о совершенствовании адаптационных стратегий.

Однако в определении способов ветвления папоротников, а также в представлениях об эволюции ветвления много неясного. Одни авторы определяют ветвление папоротников как принципиально отличающееся от ветвления семенных растений из-за отсутствия связи с листом и делением верхушки надвое, называя его дихотомическим (Bierhorst, 1971; Hagemann, 1976), акрогенным, или описывают для некоторых папоротников особый тип — верхушечно-боковое ветвление, по сути рассматривая их как разновидности дихотомического ветвления (Troll, 1937). Согласно точке зрения И. Г. Серебрякова (1952), у папоротников «природа еще искала наилучшие соотношения между листьями и боковыми почками». Различая у папоротников 2 типа ветвления (акрогенное и филлогенное), он рассматривает оба как разновидности бокового и оценивает как разные стадии перехода от дихотомического ветвления к пазушному. Таким образом, отчасти разногласия в определении типа ветвления папоротников вызваны терминологической неопределенностью, но в большей степени отражают разные взгляды на возможную эволюцию ветвления у высших растений: был ли переход от верхушечного ветвления к пазушному постепенным процессом, который можно проследить на примере разных представителей папоротникообразных (Goebel, 1928; Серебряков, 1952), или это 2 принципиально различающихся типа ветвления, между которыми не было переходных форм (Troll, 1937).

Полученные данные позволяют с уверенностью считать ветвление папоротников как короткокорневищного *A. filix-femina*, так и длиннокорневищных *G. dryopteris*, *Ph. connectilis* и *Pt. aquilinum* дихотомическим. Филлогенные почки *M. struthiopteris* и *D. carthusiana*, эндогенно возникающие из неспецифических меристем, являются придаточными. Поэтому предлагаем считать образование «филлогенных» почек у *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana* не ветвлением, а стратегией вегетативного разрастания и размножения. Считаем, что как ни привлекательно проследить на примере разных папоротников поэтапный переход от верхушечного ветвления к пазушному, вероятнее всего, такого перехода в ходе морфологической эволюции растений не было.

Проведенное исследование показало, что строение апикальной меристемы, структура фитомера, закономерности его формирования и дихотомический тип ветвления универсальны для всех изученных папоротников независимо от их биоморфы. Поскольку у разных биоморф папоротников общая структурная основа реализуется через различные адаптационные стратегии, мы попытались выявить, какие морфологические перестройки структуры определяют биоморфу.

Изучение ритмики заложения и развития органов у 6 видов папоротников показало, что наиболее значительное влияние на тип биоморфы оказывает число ежегодно образующихся метамеров, определяемое как элементарный побег. Объем элементарного побега коррелирует с объемом и особенностями зональности апикальной меристемы, длительностью морфогенеза листа, степенью разрастания междоузлий и частотой ветвления. Причина взаимосвязи между числом ежегодно образующихся метамеров и частотой ветвления пока не ясна. Однако у тех папоротников, у которых в течение вегетационного сезона на каждом апексе образуется малое число листьев и корней (1 — у *Pteridium aquilinum* и голокучника, 2 — у *Phegopteris connectilis*), происходит сильное удлинение междоузлий, а частое ветвление обеспечивает интенсивное вегетативное разрастание особи. У папоротников, в апексе которых ежегодно образуется большое число листьев и корней, междоузлия не разрастаются, ветвление происходит крайне редко (у *Athyrium filix-femina*), обеспечивая увеличение числа листьев и корней. Если ветвления корневища не происходит вообще (у *Dryopteris carthusiana* и *Matteuccia struthiopteris*), вегетативное разрастание и освоение территорий происходят благодаря возникновению придаточных почек и столонов, образующихся из них. Поскольку объем элементарного побега косвенно определяет разные адаптационные стратегии у изученных папоротников, в оценке его значения присоединяемся к точке зрения Л. Е. Гатцук (1974), считающей элементарный побег побегом ритма, тем более что как структурную единицу во взрослом корневище его определить невозможно (Романова, 2002).

Проведенное исследование позволяет прийти к заключению, что как ни заманчиво увидеть в вегетативном теле папоротников этап становления побега семенного растения, проследить такой переход не удается. По-видимому, правы те авторы (Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1956; Bierhorst, 1971), которые считают возникновение биполярного зародыша (а следовательно, корневой системы, полярной по отношению к побеговой) и пазушного ветвления комплексом признаков, связанных с развитием зародыша внутри семени.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисовская Г. М., Романова М. А. Строение проводящей системы некоторых папоротников в связи с ветвлением // Вестн. СПб. ун-та. 1997. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 36—44.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Формирование стелы *Pteridium aquilinum* (*Dennstaedtiaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 98—107.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Изменение анатомического строения спорофита *Athyrium filix-femina* (*Athyriaceae*) и *Dryopteris carthusiana* (*Dryopteridaceae*) на ранних этапах онтогенеза // Вестн. СПб. ун-та. 1999. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 13—21.

Борисовская Г. М., Романова М. А., Шалиско В. Ю. Морфология побега и формирование стелы *Phegopteris connectilis* (*Thelypteridaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 62—72.

Василевская В. К. Изменение анатомического строения верхушки побега в онтогенезе космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.) // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1553—1566.

Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А. О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега // Пробл. ботаники. 1958. Вып. 3. С. 288—298.

Василевская В. К., Борисовская Г. М., Баранов М. П. Некоторые проблемы морфологической эволюции вегетативных органов высших растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1983. Сер. 3. № 15. С. 36—46.

Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Калужск. гос. пед. ин-та. 1964. Вып. 13. С. 3—179.

Воронина Р. А. Сравнительный анализ стелярных структур в корнях и побегах видов рода *Lycopodium* s.l. (*Lycopodiaceae* s.l.) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 967—976.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Вып. 1. № 79. С. 100—113.

Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав популяций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 643—652.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (вопросы систематики, происхождения, биоморфологии, популяционной биологии): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1997. 33 с.

Державина Н. М. Метамерность спорофитов *Polypodium* L. s.l. // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 151—155.

Кондратьева-Мельвиль Е. А. О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 9. С. 1273—1292.

Мейер К. И. К вопросу о морфологической природе стебля высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 40. № 3. С. 3—8.

Мейер К. И. Морфогения высших растений. М., 1958. 256 с.

Радкевич О. Н. О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1947. Вып. 2. С. 161—173.

Романова М. А. Формирование стелы некоторых папоротников: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 16 с.

Романова М. А. Организация апикальной меристемы папоротников // Вестн. СПб. ун-та. 2002. Сер. 3. Вып. 3. № 19. С. 17—23.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 358 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. Т. 1. 488 с.

Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251—264.

Шорина Н. И. Особенности метамерии у спорофитов папоротников // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 159—164.

Шорина Н. И. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 8—10.

Barlow P. W. Cell divisions in meristems and their contribution to organogenesis and plant // Shape and form in plants and fungi. San Diego, Calif., 1994. P. 169—193.

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. London, 1971. 528 p.

Bierhorst D. W. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns // Am. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 2. P. 125—152.

Esau K. Plant anatomy. New York, 1965. 767 p.

Groff P., Kaplan D. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // Bot. Rev. 1988. Vol. 54. N 4. P. 387—422.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1928. Bd 1. 3 Aufl. 642 S.

Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant Syst. Evol. 1976. Bd 124. S. 251—277.

Hebant-Mauri R. Apical segmentation and leaf initiation in the tree fern *Dicksonia squarrosa* // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 764—772.

Hill J. P. Meristem development at the sporophyll pinna apex in *Ceratopteris richardii* // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 235—247.

Ma Y., Steeves T. A. Auxin effects on vascular differentiation in ostrich fern // Ann. Bot. 1992. Vol. 70. N 3. P. 277—282.

Ma Y., Steeves T. A. Vascular differentiation in the shoot apex of *Matteuccia struthiopteris* // Ann. Bot. 1994. Vol. 74. N 6. P. 573—585.

Ma Y., Steeves T. A. Characterization of stellar initiation in shoot apices of ferns // Ann. Bot. 1995. Vol. 75. N 2. P. 105—117.

McAlpine B. W., White R. A. Shoot organization in the *Filicales*: the promeristem // Am. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 6. P. 562—579.

Mueller R. J. Shoot morphology of the climbing fern *Lygodium* (*Schizaeaceae*): general organography, leaf initiation, and branching // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143. N 3. P. 319—330.

Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophyta. Berlin, Stuttgart, 1972. 506 p.

Poethig R. S. Leaf morphogenesis in flowering plants // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 7. P. 1077—1087.

Priestley J. H. The growth units of the shoot // Rept. V Internat. Bot. Congr. Cambridge, 1930. P. 264.

Rostowzew S. Beiträge zur Kenntniss der Gefasskryptogamen. 1. Umbildung von Wurzeln im Sprosse. Flora. 1890. Jg. 48 (73). S. 155—168.

Stant M. The shoot apex of some Monocotyledons II // Ann. Bot. 1954. Vol. 18. N 12. P. 441—447.

Steeves T. A. Morphogenetic studies on *Osmunda cinnamomea* L. I. The shoot apex // Canad. J. Bot. 1963. Vol. 41. N 4. P. 545—556.

Steeves T. A., Sussex I. M. Organogenesis in the shoot: determination of leaves and branches // Patterns of plant development. Cambridge, 1989. 388 p.

Stevenson D. W. Observations on shoot apices of Eusporangiate ferns // Kew Bull. 1978. Vol. 33. N 2. P. 279—283.

Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937. Bd 1. S. 288—304; 499—511.

Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prage, 1905. Bd I. 927 S.

Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. I. Preliminary observations on the development of buds on the rhizome of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.) // Ann. Bot. N. S. 1943. Vol. 6. N 27. P. 171—184.

Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. IV. Stelar morphology: Experimental observations on the relation between leaf development and stelar morphology in species of *Dryopteris* and *Onoclea* // Ann. Bot. N. S. 1944. Vol. 8. N 32. P. 387—399.

Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. VIII. Further observations on bud development in *Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris* // Ann. Bot. N. S. 1946. Vol. 10. N 38. P. 117—133.

Wardlaw C. W. Apical organization and differential growth in ferns // J. Linnean Soc. London (Bot.). 1963. Vol. 58. N 373. P. 385—400.

Wardlaw C. W. Organization and evolution in plants. London, 1968. 499 p.

Zimmerman W. Main results of the «telome theory» // Palaeobotanist. 1952. Vol. 1. P. 456—470.

Zimmerman W. On the phylogeny of the stele // Bot. Mag. (Tokyo). 1956. Vol. 69. N 820—821. P. 401—409.

SUMMARY

Development of both external and internal structure of *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pteridium aquilinum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* and *Matteuccia struthiopteris* vegetative body was investigated. Principal similarity of their multicellular zonal apical meristem structure is shown; indirect influence of the size of size the zone of subsurface initials on apex volume and pith diameter is revealed; radical difference between the apical meristem of ferns and that of seed plants is stated. Pith and vascular cylinder are shown to develop from the apical meristem independently from leaves. All vegetative body organs (leaves, roots, branches) in the six species studied are found to originate from the same apical meristem. Branching of *Ph. connectilis*, *G. dryopteris*, *Pt. aquilinum* and *A. filix-femina* is defined as dichotomous; «phyllogenous» buds of *Dryopteris carthusiana* and *Matteuccia struthiopteris* as adventitious. Elementary structural unit of fern vegetative body is determined as composed of leaf, simultaneously originated root and internode located above the leaf; bud is not included in the phytomer. Root system polar to shoot system never develops in sporophyte ontogeny. The number of phytomers annually originated in the apical meristem correlates with the apex volume, internode growth and branching frequency.

УДК 576.312.35/37 : 582.475.2

© Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова, А. В. Пименов, С. П. Ефремов

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PICEA OBOVATA* В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

T. S. SEDELNIKOVA, E. N. MURATOVA, A. V. PIMENOV, S. P. EFREMOV. KARYOLOGICAL FEATURES OF BOG AND DRY VALLEY POPULATIONS OF *PICEA OBOVATA* IN WEST SIBERIA

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

Поступила 17.04.2002
Окончательный вариант получен 22.10.2003

Кариотип *Picea obovata* (ели сибирской) в Западной Сибири характеризуется диплоидным числом хромосом, равным 24 ($2n = 2x = 24$). В популяциях данного вида, растущих на болоте, согре и суходоле, с различной частотой отмечаются изменения числа хромосом (миксоплоидия), а также появление В-хромосом. В исследованных популяциях ели индивидуально идентифицируются 4 пары хромосом — IX, X, XI и XII (из них IX и XII — субметацентрики, X и XI — метацентрики). Метацентрические хромосомы I—VIII пар образуют единую группу со сходными морфометрическими параметрами. Выявлен полиморфизм хромосом по числу и особенностям локализации вторичных перетяжек, максимальным числом и наиболее диффузным распределением которых характеризуются кариотипы ели с болота и согры. В кариотипе ели с болота впервые для вида выявлены хромосомы с 4 вторичными перетяжками. Среднее число ядрышек на ядро в популяции ели с болота выше, чем в согре и на суходоле. Во всех популяциях ели обнаружены структурные мутации, а также митотические нарушения.

Ключевые слова: *Picea obovata*, ель сибирская, кариотип, В-хромосомы, вторичные перетяжки, ядрышки, структурные перестройки хромосом.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) произрастает на обширной территории Евразии — от Скандинавского п-ова до Охотского моря. В северо-западной части ареала ель сибирская образует зону интрогрессивной гибридизации с елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Изучение географической изменчивости различных по происхождению популяций данных видов елей, включающих переходные формы, выявило, что они характеризуются трансгрессивностью морфо-физиологических и генетических признаков (Правдин, 1975; Мамаев, Попов, 1989; Пальцев, 1989; Янбаев и др., 1997; Путенихин, Кармышева, 1999; Попов, 1999). Это затрудняет дифференциацию и классификацию елей сибирской и европейской, которые рассматриваются и как самостоятельные оформившиеся виды (Правдин, 1975; Бобров, 1978), и как отдельные интерградирующие популяционные системы в ранге единого политипического вида (Попов, 1999).

Как правило, при решении вопросов систематики, эволюции и дивергенции таксонов учитываются такие важные видовые характеристики, как число хромосом, их параметры и другие особенности кариотипа (Гриф, 1998). Кариологические исследования популяций елей европейской и сибирской проводились в Литве и в России — Карелии, Республике Коми, на Среднем и Южном Урале, Алтае, а также в Якутии и Средней Сибири (Круклис, 1971; Правдин, Шершукова, 1971; Габрилавичюс, 1972; Terasmaa, 1972; Скупченко, 1975; Pravdin et al., 1976; Медведева, Муратова, 1987; Herzog, 1987; Фарукшина и др., 1997; Владимирова, 2002).

Однако данные по внутри- и межпопуляционной изменчивости параметров хромосом сибирских популяций *P. obovata* являются неполными, поскольку этот вид кариологически совершенно не изучен в Западно-Сибирском регионе. Территория Западно-Сибирской низменности занята преимущественно лесоболотными экосистемами. Цель настоящей работы — сравнительное кариологическое изучение популяций ели сибирской, произрастающих в болотных (экстремальных) и суходольных условиях Западной Сибири.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили семена ели сибирской, собранные на территории Тимирязевского лесхоза Томской обл. Сбор семян осуществлялся на глубокозалежном (5.5—6.8 м) низинном болотном массиве, пересекаемом долиной и руслом р. Жуковки: с 9 деревьев на слабо дренированном правом береговом склоне болота в ельнике травяно-мшистом и с 38 деревьев в левобережной прирусловой зоне в кедрово-еловой согре осоково-разнотравно-мшистой. В качестве контроля были собраны семена с 18 деревьев в ельнике разнотравно-осочковом на прилегающем к болотному массиву суходоле.

Объекты исследования расположены в едином лесоболотном комплексе по градиенту проточности. В силу резко выраженных уклонов поверхности наибольшая проточность вод и, следовательно, лучшие условия аэрации формируются в прирусловой зоне, т. е. в кедрово-еловой согре. В то же время удаленные от реки участки (ельник травяно-мшистый) подвержены более слабой гидрологической разгрузке из-за меньших уклонов поверхности, в результате чего здесь сильнее выражены застойные явления и анаэробиозис в корненасыщенных слоях торфяной почвы.

Кариологический анализ проводился по общепринятой методике (Правдин и др., 1972). Проростки длиной около 1 см обрабатывали 1 %-м раствором колхицина в течение 4—6 ч, фиксировали спиртово-уксусной смесью (3 : 1) и окрашивали ацетогематоксилином. Давленые препараты, приготовленные стандартным способом, просматривали под микроскопом МБИ-6. Число изученных корневых меристем и клеток приведено в табл. 1. Для измерения фотографировали метафаз-

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость хромосомных нарушений в популяциях ели сибирской из различных условий произрастания

Показатели	Болото	Согра	Суходол
Число изученных корневых меристем, шт.	163	82	125
Число корневых меристем с 1 добавочной хромосомой (2n = 24 + 1B), шт./%	2/1.2	4/4.9	4/3.2
Число корневых меристем с 2 добавочными хромосомами (2n = 24 + 2B), шт./%	1/0.6	—	—
Число изученных клеток, шт., метафазы/ана-телофазы	356/—	334/95	146/76
Число триплоидных клеток (2n = 36), шт./%	1/0.3	—	—
Число тетраплоидных клеток (2n =48), шт./%	2/0.6	1/0.3	2/1.4
Число анеуплоидных клеток (2n = 22, 2n = 25), шт./%	4/1.1	—	—
Число клеток с хромосомными аберрациями, шт./%	13/3.6	1/0.3	3/2.1
Число клеток с ана- телофазными нарушениями, шт./%	—	16/16.8	5/6.6

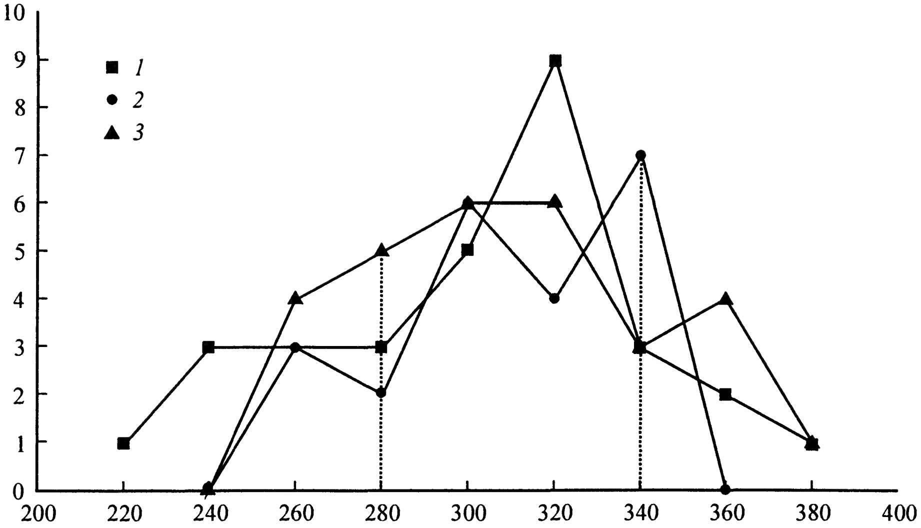


Рис. 1. Изменчивость суммарной длины хромосомного набора ели сибирской.

1 — согра, *2* — суходол, *3* — болото. Пунктирной линией обозначен интервал, в котором отбирались метафазные пластинки для статистического анализа. По оси абсцисс — суммарная длина диплоидного набора, мкм; по оси ординат — частота встречаемости.

ные пластинки с полным набором и хорошим разбросом хромосом (29 метафазных пластинок из образцов с болота, 30 — с согры и 22 — с суходола). На микрофотографиях измеряли абсолютную длину хромосом (L^a, мкм), определяли относительную длину (L^r, %), центромерный индекс (I^c, %), локализацию вторичных перетяжек (sc, %). Классификацию типов хромосом производили согласно рекомендациям В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986).

Выборка пластинок для статистического анализа хромосомных параметров, построения поликариограмм и идиограмм проводилась по модальному классу в соответствии со значениями общей длины хромосомных наборов (ΣL^a, мкм), укладывающихся в интервале спирализации $x \pm 1\sigma$. Этот интервал, оказавшийся одинаковым для 3 изученных популяций (ΣL^a = 280—340 мкм), включает 19 пластинок из образцов с болота, 19 — с согры и 15 — с суходола (рис. 1).

Ядрышки окрашивали 50%-м раствором азотнокислого серебра в течение 4—6 ч при температуре 60 °C. Число ядрышек подсчитывали в 532 интерфазных ядрах ели с болота, в 402 — с согры и в 450 — с суходола. Условная площадь ядер и ядрышек определялась по весу их проекций. Хромосомные аберрации учитывали с помощью ана-телофазного и метафазного методов (Бочков и др., 1972).

Результаты и обсуждение

Кариотипы ели сибирской с болота, согры и суходола характеризуются диплоидным числом хромосом, равным 24 (2n = 2x = 24, рис. 2, *а*). В некоторых проростках наряду с диплоидными содержатся полиплоидные (2n = 3x = 36, 2n = 4x = 48) клетки (табл. 1). В отдельных корневых меристемах 3 изученных популяций ели обнаружены добавочные или В-хромосомы, выявляющиеся в каждом хромосомном наборе (табл. 1). В корневых меристемах ели с болота имеются 1 или 2 добавочные хромосомы, в проростках ели с согры и суходола — только 1 В-хромосома. По од-

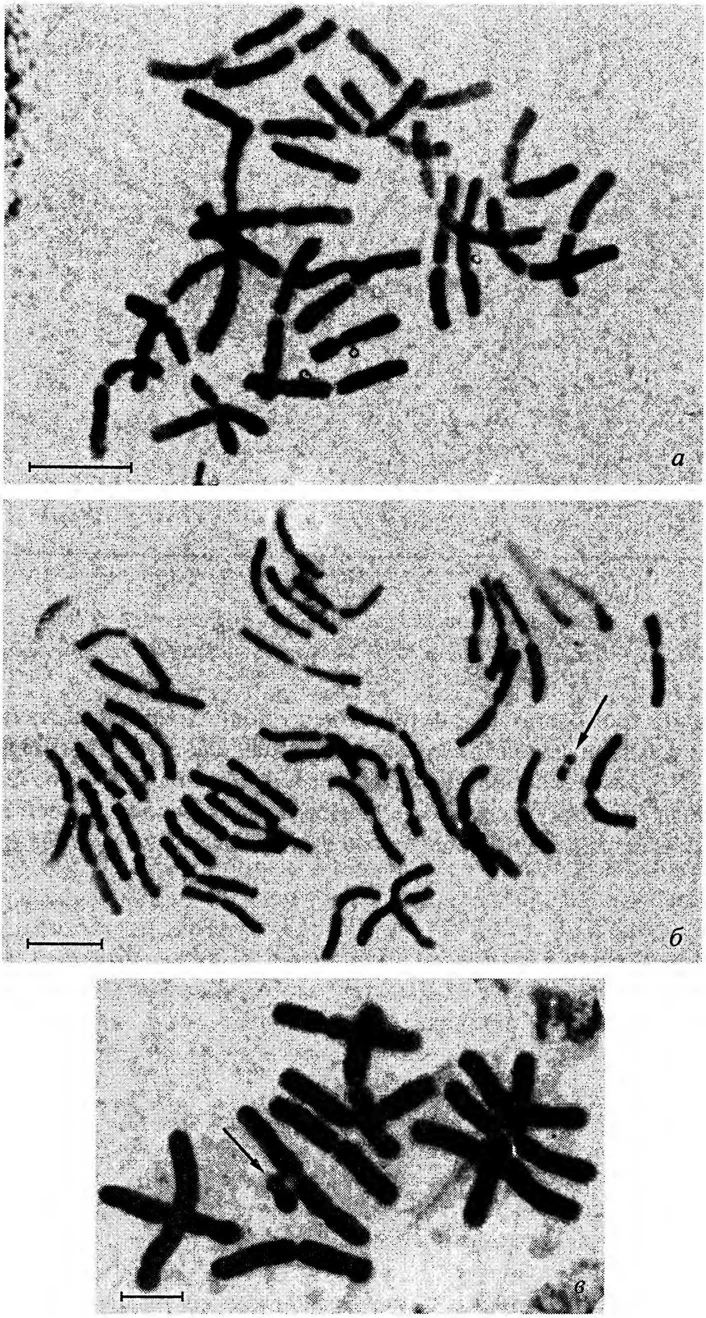


Рис. 2. Метафазные пластинки ели сибирской.

а — хромосомный набор ели сибирской с согры ($2n = 2x = 24$); *б* — полиплоидная клетка ели сибирской с болота ($2n = 4x = 48 + 1B$), добавочная хромосома типа B_1 указана стрелкой; *в* — фрагмент метафазной пластинки ели сибирской с согры, добавочная хромосома типа B_2 указана стрелкой.

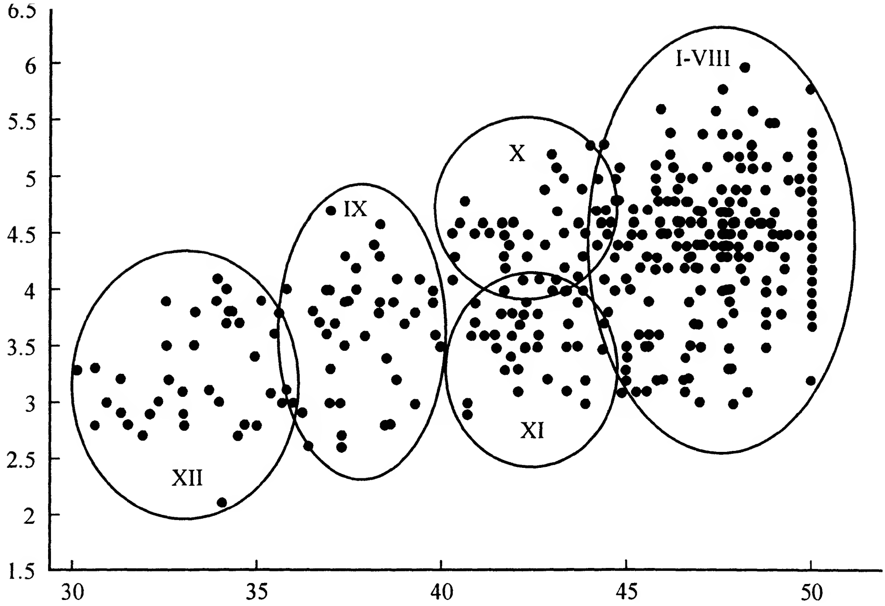


Рис. 3. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на болоте.

По оси абсцисс — центромерный индекс, %; по оси ординат — относительная длина хромосом, %.

ной добавочной хромосоме зарегистрировано в полиплоидных клетках ели с болота. При этом добавочные хромосомы в кариотипах ели с болота и согры относятся как к мета- (B_1), так и к субметацентрическому (B_2) типам. Хромосомные наборы ели с суходола содержат только B_1-хромосомы. Отмечены хромосомные наборы ели сибирской, включающие добавочные хромосомы B_1 и B_2-типов (рис. 2, *б*, *в*).

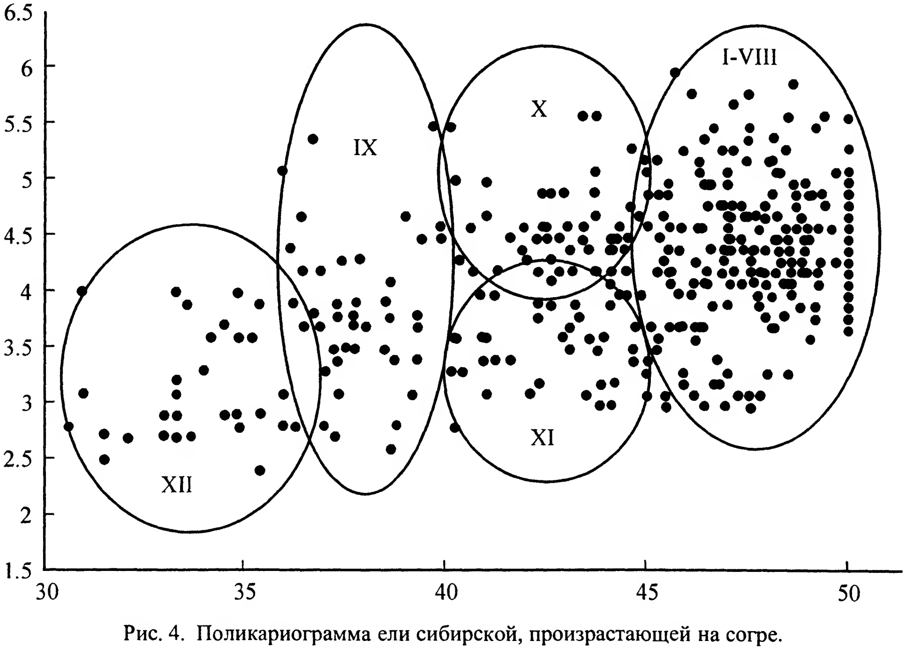


Рис. 4. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на согре.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

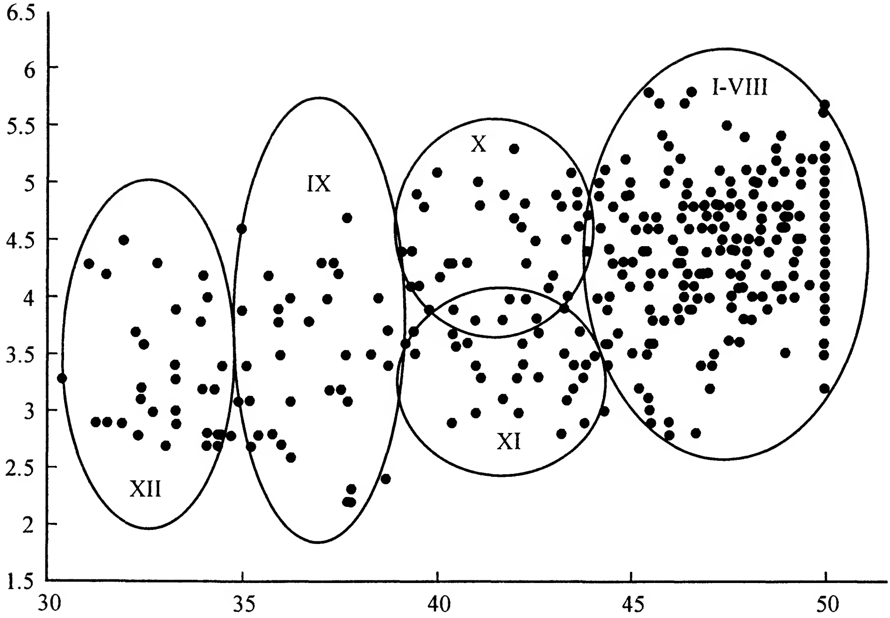


Рис. 5. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на суходоле.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

При сравнении поликариограмм (рис. 3—5) в 3 изученных хромосомных наборах выявляется сходный характер распределения отдельных групп точек. Это позволяет индивидуально идентифицировать 2 пары субметацентриков (IX и XII), достоверно отличающихся между собой по длине и центромерному индексу. Кроме того, отдельно идентифицируются также X и XI пары метацентрических хромосом, не различающихся по центромерному индексу, но имеющих достоверные различия по относительной длине (t_f = 6.86, 10.29, 8.73 для кариотипов ели соответственно болота, согры и суходола). Остальные 8 пар хромосом (I—VIII) образуют на поликариограммах более или менее равномерное скопление точек, отражающее внутри- и межпопуляционное сходство их параметров. Достоверно идентифицировать гомологи в этой группе хромосом не представляется возможным.

Изучены морфометрические параметры хромосом (табл. 2). Различия между 3 изученными популяциями по относительной длине и центромерному индексу I—VIII, X, XI и XII пар хромосом недостоверны. Только IX пара хромосом кариотипа ели с болота и согры имеет статистически достоверные отличия по относительной длине от IX пары хромосомного набора ели с суходола (t_f = 3.44 и t_f = 2.37 соответственно).

Анализ литературных данных показывает, что IX пара хромосом характеризуется наибольшей изменчивостью по сравнению с остальными хромосомами набора в популяциях елей сибирской и европейской. По своим параметрам она представляет собой мета- и субметацентрик и в определенной степени варьирует по длине (Круклис, 1971; Скупченко, 1975; Шершукова, 1978; Медведева, Муратова, 1987; Фарукшина и др., 1997). Интересно, что изменчивость параметров IX пары хромосом проявляется в популяциях ели, произрастающих хотя и в различных экологических условиях (болотные местообитания, суходол), но в пределах одного физико-географического района.

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические параметры хромосом ели сибирской в различных условиях произрастания

Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс		Локализация вторичных перетяжек	
	$x \pm m_x$, мкм	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Осушенное евтрофное болото								
I	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	28.6 ± 1.53	17.7
							56.9 ± 2.20	12.8
							44.8 ± 1.39	9.9
							69.9 ± 1.04	4.5
II	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	32.9 ± 1.12	13.6
III	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	44.6 ± 0.87	6.7
IV	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	53.8 ± 0.55	5.0
V	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	61.9 ± 0.76	3.3
VI	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	78.6 ± 6.45	11.6
VII—VIII	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	Перетяжек нет	
IX	12.3 ± 1.12	8.9	3.9 ± 0.29	5.1	37.0 ± 3.44	9.2	53.5 ± 3.28	12.3
							27.0 единично	—
							56.8 »	—
X	11.5 ± 0.90	7.8	3.7 ± 0.34	8.1	44.6 ± 4.24	9.4	55.4 ± 1.36	7.0
XI	10.3 ± 1.03	9.7	3.3 ± 0.25	6.1	43.7 ± 3.21	7.3	54.5 единично	—
XII	9.2 ± 0.78	7.6	2.9 ± 0.26	6.9	34.3 ± 3.18	9.0	43.9 ± 3.22	16.4
							68.4 единично	—
Согра								
I	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	35.5 ± 1.65	18.5
							49.7 ± 2.58	14.7
							64.5 ± 2.37	14.7

II	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	32.9 ± 1.43	16.3
III	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	45.7 ± 0.69	6.8
IV	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	53.1 ± 0.51	5.7
V	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	64.7 ± 0.86	4.6
VI	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	73.5 ± 0.97	4.0
VII—VIII	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	Перетяжек нет	
IX	12.8 ± 1.24	9.4	3.9 ± 0.63	15.3	38.1 ± 3.16	8.1	49.1 ± 2.43	12.1
							35.3 единично	—
							60.0 »	—
X	11.8 ± 1.01	8.5	3.8 ± 0.38	7.9	43.3 ± 3.36	7.6	51.4 ± 2.37	15.3
XI	10.3 ± 0.80	7.8	3.2 ± 0.27	6.3	43.3 ± 3.87	8.8	Перетяжек нет	
XII	9.1 ± 0.95	9.9	2.9 ± 0.28	6.9	35.3 ± 3.86	10.8	48.6 единично	—
Суходол								
I	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	55.7 ± 2.81	10.1
							40.5 ± 2.67	14.7
							67.3 ± 2.92	10.6
II	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	35.0 ± 4.55	22.5
III	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	45.2 ± 1.19	7.5
IV	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	53.5 ± 0.70	4.9
V	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	61.6 ± 0.72	2.9
VI	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	73.3 ± 0.20	0.4
VII—VIII	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	Перетяжек нет	
IX	13.5 ± 1.70	12.6	4.2 ± 0.53	11.9	36.8 ± 4.22	11.4	61.5 ± 5.37	15.3
							32.2 ± 0.59	3.2
							60.6 ± 6.10	14.2
X	11.7 ± 0.98	7.8	3.6 ± 0.26	5.6	43.2 ± 3.91	9.0	49.9 ± 6.61	26.5
XI	10.4 ± 0.97	8.7	3.2 ± 0.21	6.3	43.1 ± 4.09	9.3	Перетяжек нет	
XII	9.3 ± 1.15	11.8	2.9 ± 0.33	10.3	34.9 ± 1.18	3.2	48.0 ± 7.55	28.1

В качестве дополнительных маркеров при выделении отдельных пар хромосом использовались вторичные перетяжки (табл. 3). В хромосомном наборе ели с болота содержатся 32 вторичные перетяжки, согры и суходола — по 26 перетяжек как постоянного, так и нерегулярного характера. К нерегулярным были отнесены вторичные перетяжки, встречаемость которых не превышает 15 %.

Сравнительный анализ показывает, что расположение одних перетяжек сходно в 3 изученных хромосомных наборах, в то время как локализация других индивидуальна для каждого кариотипа. Так, I пара хромосом кариотипа ели с болота содержит 4 вторичные перетяжки, кариотипов ели с согры и суходола — по 3 перетяжки. Локализация этих перетяжек сходна, но в кариотипе ели с согры не выявляется перетяжка sc_2, а в кариотипе ели с суходола — перетяжка sc_1, характерные для кариотипа данного вида с болота (табл. 3). II—VI, а также X пары хромосом имеют близкую локализацию вторичных перетяжек во всех 3 наборах. У VII—VIII пар хромосом вторичных перетяжек не отмечено.

Различия по локализации вторичных перетяжек проявляются у IX пары хромосом, хотя встречаются они нерегулярно, за исключением постоянной перетяжки sc_2 в кариотипе ели с согры. В кариотипах ели с болота и согры локализация вторич-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика вторичных перетяжек в хромосомах ели сибирской в различных условиях произрастания

Номера хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах хромосомы, %				Частота встречаемости, %			
	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Осушенное евтрофное болото							
I	28.6 ± 1.53 на длинном	56.9 ± 2.20 на длинном	44.8 ± 1.39 на коротком	69.9 ± 1.04 на коротком	37.9	37.9	34.5	31.0
II	32.9 ± 1.12 на длинном	—	—	—	55.2	—	—	—
III	44.6 ± 0.87 на длинном	—	—	—	41.4	—	—	—
IV	53.8 ± 0.55 на длинном	—	—	—	79.3	—	—	—
V	61.9 ± 0.76 на длинном	—	—	—	24.1	—	—	—
VI	78.6 ± 6.45 на длинном	—	—	—	6.9	—	—	—
VII—VIII	Перетяжек нет							
IX	53.5 ± 3.28 на длинном	—	27.0 единично на коротком	56.8 единично на коротком	13.8	—	3.5	3.5
X	—	—	55.4 ± 1.36 на коротком	—	—	—	27.6	—
XI	—	—	54.5 единично на коротком	—	—	—	3.5	—
XII	43.9 ± 3.22 на длинном	68.4 единично на длинном	—	—	17.2	3.5	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Номера хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах хромосомы, %				Частота встречаемости, %			
	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4
1	2	3	4	5	6	7	8	9
				Согра				
I	35.5 ± 1.65 на длинном	—	49.7 ± 2.58 на коротком	64.5 ± 2.37 на коротком	53.3	53.3	26.7	—
II	32.9 ± 1.43 на длинном	—	—	—	46.7	—	—	—
III	45.7 ± 0.69 на длинном	—	—	—	66.7	—	—	—
IV	53.1 ± 0.51 на длинном	—	—	—	92.1	—	—	—
V	64.7 ± 0.86 на длинном	—	—	—	40.0	—	—	—
VI	73.5 ± 0.97 на длинном	—	—	—	30.0	—	—	—
VII—VIII				Перетяжек нет				
IX	49.1 ± 2.43 на длинном	—	35.3 ± 10.25 на коротком	60.0 единично на коротком	20.0	—	6.7	3.3
X	—	—	51.4 ± 2.37 короткое	—	—	—	37.9	—
XI				Перетяжек нет				
XII	48.6 единично на длинном	—	—	—	4.6	—	—	—
				Суходол				
I	—	55.7 ± 2.81 на длинном	40.5 ± 2.67 на коротком	67.3 ± 2.92 на коротком	—	13.6	22.7	27.2
II	35.0 ± 4.55 на длинном	—	—	—	13.6	—	—	—
III	45.2 ± 1.19 на длинном	—	—	—	36.3	—	—	—
IV	53.5 ± 0.70 на длинном	—	—	—	63.6	—	—	—
V	61.6 ± 0.72 на длинном	—	—	—	27.2	—	—	—
VI	73.3 ± 0.20 на длинном	—	—	—	9.1	—	—	—
VII—VIII				Перетяжек нет				
IX	32.2 ± 0.59 на длинном	61.5 ± 5.37 на длинном	—	60.6 ± 6.10 на коротком	13.6	13.6	—	9.1
X	—	—	49.9 ± 6.61 на коротком	—	—	—	18.2	—
XI				Перетяжек нет				
XII	37.9 единично на длинном	—	—	—	9.1	—	—	—

ных перетяжек у IX пары хромосом сходная, в то время как кариотип ели с суходола имеет иное их расположение (табл. 3). Вероятно, особенности локализации вторичных перетяжек у IX пары хромосом в изученных кариотипах ели с болота, согры и суходола также свидетельствуют о ее повышенной изменчивости.

Единично выявляется вторичная перетяжка в медиальной зоне короткого плеча у XI пары хромосом в кариотипе ели с болота; в кариотипах ели с согры и суходола перетяжек у данной пары хромосом не обнаружено. XII пара хромосом кариотипа ели с болота содержит 2 вторичные перетяжки на длинном плече (из них постоянная расположена в медиальной зоне), кариотипов ели с согры и суходола — по одной, нерегулярного характера. Данные поликариограммного анализа и результаты изучения вторичных перетяжек позволили построить сравнительную идиограмму популяций ели сибирской с болота, согры и суходола (рис. 6). Постоянные вторичные перетяжки, обнаруженные в изученных кариотипах ели, обозначены пробелом, нерегулярные — штриховой линией.

Таким образом, дифференциация хромосомных наборов ели с болота, согры и суходола проявляется в различном количестве и особенностях локализации вторичных перетяжек. В наиболее пессимальных условиях произрастания на болоте в кариотипе ели сибирской содержится максимальное число вторичных перетяжек; впервые для вида выявлены хромосомы с 4 постоянными перетяжками. Предполагается, что наличие в хромосомах растений «смежных» перетяжек на одном плече и перетяжек на обоих плечах диагностирует структурные перестройки хромосомных районов, включающих ядрышковые организаторы (ЯОР), или характеризует различную транскрипционную активность некоторых из ЯОР (Nicoloff et al., 1977; Буторина, 1989).

Известно, что нуклеолярный полиморфизм как проявление регуляторной функции генома получил широкое распространение у видов с кариотипом, стабильным по числу и основным морфологическим типам хромосом, к которым относятся и представители сем. *Pinaceae* (Муратова, 1983; Козубов, Муратова, 1986). Эволюционное значение этого явления для данной группы растений связано с особой ролью вторичных перетяжек в регулировании белкового метаболизма клеток, поскольку ядрышкообразующие районы хромосом являются зонами локализации генов рибосомной РНК. Так, методами гибридизации in situ (FISH) показано, что у различных видов елей в районах вторичных перетяжек локализованы гены 18S и 25—26S рРНК (Brown et al., 1993; Brown, Carlson, 1997). Как правило, в экстремальных условиях произрастания в хромосомах хвойных число вторичных перетяжек увеличивается. Так, в популяциях сосен (*Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica* Du Tour), произрастающих на болотах Западной Сибири, число хромосом с вторичными перетяжками значительно выше, чем в суходольных популяциях этих видов (Седельникова и др., 2000, 2001).

Подробный анализ ядрышкообразующих хромосом *P. obovata* проведен для якутских, уральских и средне-сибирских популяций этого вида (Медведева, Муратов, 1987; Фарукшина и др., 1997; Владимирова, 2002); для *P. abies* такие сведения отсутствуют. Сравнение имеющихся в литературе данных с полученными нами результатами свидетельствует, что западно-сибирские популяция ели отличаются максимальным числом постоянных вторичных перетяжек на кариотип (включая хромосомы с 3 и 4 нуклеолярными районами), а также более диффузной зоной их локализации. Сходство уральских, якутских, средне- и западно-сибирских кариотипов ели проявляется в наличии вторичных перетяжек в идентифицируемых IX и X парах хромосом, а также в некоторых парах хромосом неидентифицируемой группы. Появление вторичной перетяжки в XII паре хромосом наблюда-

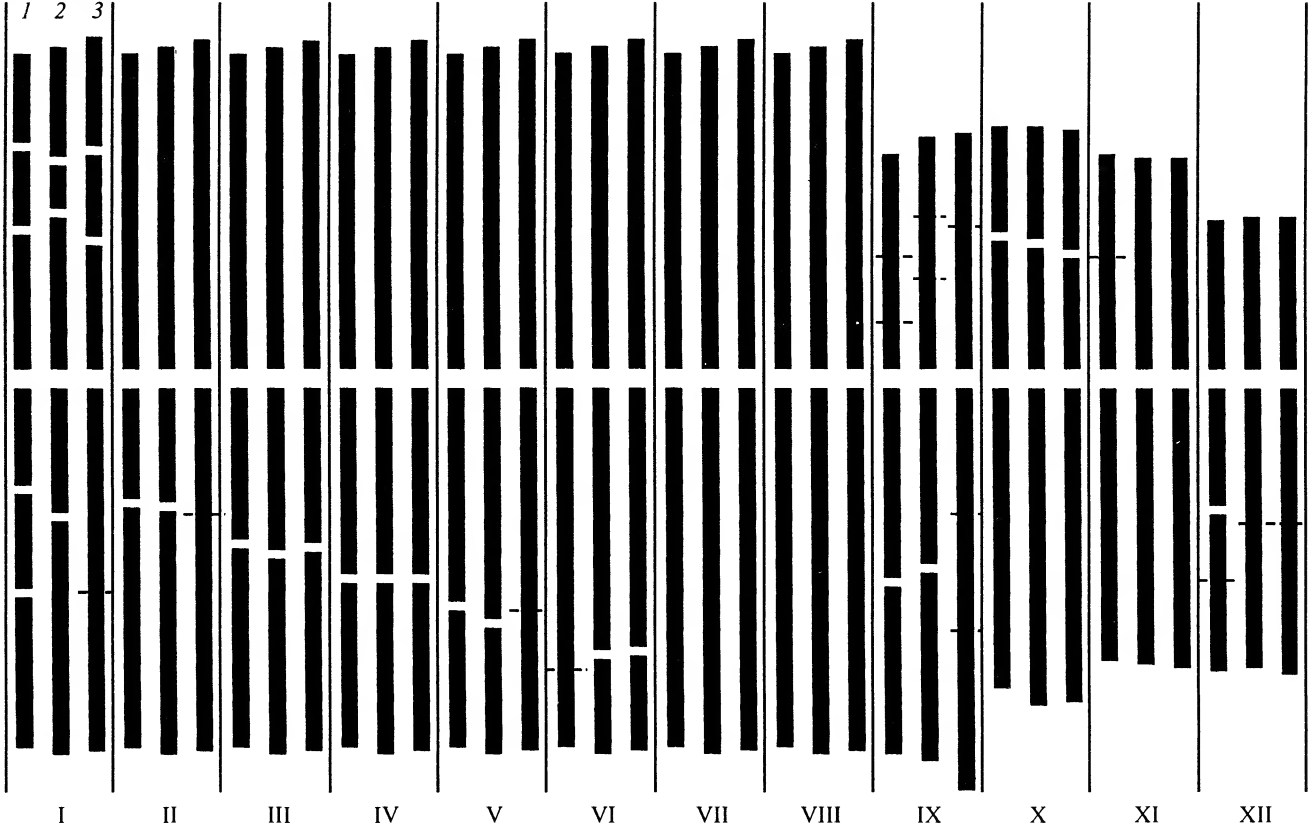


Рис. 6. Сравнительная идиограмма ели сибирской.

1 — болото, *2* — согра, *3* — суходол; I—XII — номера хромосом; пробелами обозначены перетяжки с частотой встречаемости свыше 15 %, пунктирной линией — непостоянные вторичные перетяжки.

ТАБЛИЦА 4

Частота встречаемости ядрышек и параметры ядер и ядрышек у ели сибирской в различных условиях произрастания

Место произрастания	Максимальное число ядрышек на ядро	Среднее число ядрышек ($X \pm m_x$)	Площадь ядра, мкм^2	Площадь ядрышка, мкм^2	Ядерно-ядрышковое отношение
Осушенное эвтрофное болото	16	6.9 ± 0.08	5.5 ± 0.24	0.9 ± 0.04	6.2 ± 0.11
Согра	10	5.7 ± 0.07	5.0 ± 0.19	0.8 ± 0.02	6.2 ± 0.09
Суходол	10	6.5 ± 0.07	5.2 ± 0.18	0.7 ± 0.02	7.0 ± 0.09

ется в уральской высокогорной и западно-сибирской болотной популяциях ели, что, вероятно, связано с их произрастанием в экстремальных условиях среды.

Для оценки функционирования ядрышкообразующей системы, связанной с особенностями адаптации растений, были определены число ядрышек в клетках, а также ядерно-ядрышковое отношение в популяциях ели с болота, согры и суходола (табл. 4). В интерфазных ядрах ели с болота зафиксировано наибольшее число ядрышек по сравнению с интерфазными ядрами других популяций ели. Среднее число ядрышек на ядро в популяции ели с болота также выше, чем в согре и на суходоле.

Дополнительным критерием активности ядрышковых организаторов является ядерно-ядрышковое отношение. Уменьшение этого показателя связано с возрастание объема ядрышек в ядре и усилением интенсивности биосинтетических процессов в клетке (Шахбазов, Шестопалова, 1971). Данные по величине ядерно-ядрышковых отношений, а также по числу ядрышек позволяют предположить, что у ели на болоте в результате увеличения общего количества ядрышкового материала в ядре белковый метаболизм в клетках активизируется.

Во всех изученных популяциях ели обнаружены метафазные пластинки со структурными перестройками типа фрагментов, кольцевых и дицентрических хромосом. Наибольший процент перестроек, зафиксированный у ели с болота, вероятно, связан с адаптивной реакцией растений и более интенсивными микроэволюционными преобразованиями в данной популяции, произрастающей в экстремальных экологических условиях. При изучении митозов в популяции ели с согры, выявлены такие анафазные нарушения, как отстающие и забегающие хромосомы, мосты, фрагменты, неравномерное и хаотическое расхождение хромосом, в том числе в полиплоидных клетках. В популяции ели с суходола зарегистрированы фрагменты в анафазе, остаточное ядрышко. Встречаемость хромосомных аберраций и ана-телофазных нарушений представлена в табл. 1.

Предполагается, что уровень мутирования хромосом основного набора в различных систематических группах растений может быть связан с наличием добавочных хромосом (Назарова, 1990). Так, в средне-сибирских популяциях *P. obovata* встречаемость клеток с нарушениями в ана-телофазах увеличивается у форм с добавочными хромосомами (Владимирова, 2002). Наиболее распространена гипотеза происхождения В-хромосом из А-хромосом в результате структурных перестроек (Teoh, Rees, 1977; Агапова, Васильева, 1987; Брока, 1990).

Экспериментально установлено, что внутри- и межпопуляционная изменчивость числа и размеров хромосом основного набора, а также добавочных хромосом связана с изменением количества ДНК в геноме. Например, у ели серебристой (*P. glauca* (Moench) Voss) 1 В-хромосома увеличивает количество ДНК в клетке на 2.7 % (Teoh, Rees, 1977). Количество 4С ДНК, варьирующее от 34.2 до 120.5 пг, определено для популяций ели европейской различного происхождения; данные о размере генома имеются только для 1 популяции ели сибирской — 25.9 пг (Miksche, 1971; Price et al., 1973; Dhillon, 1987). Вероятно, содержание ДНК в геноме ели сибирской может повышаться за счет присутствия В-хромосом (в различном количестве и концентрации) во многих популяциях этого вида, в то время как у ели европейской их не найдено (Муратова, 2000).

Предполагается, что размер генома у голосеменных, в том числе у различных видов елей, может быть связан с относительными параметрами роста и морфологией растений и климатическими факторами (Ohri, Khoshoo, 1986; Berlyn et al., 1993; Wakamiya et al., 1996; Murray, 1998). Это может иметь адаптивное значение и играть определенную роль в эволюции голосеменных (Муратова, Круклис, 1981). Предполагается, что таксоны с большим количеством ДНК на геном обладают более высокой интенсивностью видо- и формообразования (Гриф, 1998).

Выводы

1. Кариотип ели сибирской в Западно-Сибирском регионе характеризуется постоянным диплоидным числом хромосом, равным 24 ($2n = 2x = 24$). В популяциях данного вида с болота, согры и суходола с различной частотой отмечаются изменения числа хромосом (миксоплоидия), а также появление В-хромосом.

2. В исследованных популяциях ели индивидуально идентифицируются 4 пары хромосом — IX, X, XI и XII (из них IX и XII — субметацентрики, X и XI — метацентрики). Метацентрические хромосомы I—VIII пар образуют единую группу со сходными морфометрическими параметрами.

3. В изученных популяциях ели наблюдается полиморфизм хромосом по числу и особенностям локализации вторичных перетяжек. Максимальным числом вторичных перетяжек и наиболее диффузным их распределением на плечах хромосом характеризуются популяции ели с болота и согры, произрастающие в экстремальных условиях среды. В кариотипе ели с болота впервые для вида выявлены хромосомы с 4 вторичными перетяжками.

4. Данные по числу ядрышек, а также по величине ядерно-ядрышкового отношения позволяют сделать предположение о более интенсивных процессах белкового обмена в популяции ели с болота по сравнению с популяциями с согры и суходола.

5. Во всех изученных популяциях ели обнаружены структурные мутации типа фрагментов, кольцевых и дицентрических хромосом. Наибольший процент перестроек зафиксирован у ели с болота. Выявленные ана-телофазные нарушения представлены отстающими и забегающими хромосомами, мостами, фрагментами, неравномерным и хаотическим расхождением хромосом, остаточными ядрышками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Васильева М. Г. Кариосистематика // Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ. 1987. Сер. ботаника. Т. 6: Современные методы систематики высших растений. Вып. 1. С. 96—137.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Н. В. Классификация и методы учета хромосомных аберраций в соматических клетках // Генетика. 1972. Т. 8. № 5. С. 133—141.

Брока М. В. В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, 1990. С. 105—117.

Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. 1989. Т. 108. Вып. 3(6). С. 342—357.

Владимирова О. С. Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания // Цитология. 2002. Т. 44. № 7. С. 712—718.

Габрилавичюс Р. Б. Кариологическое исследование ели обыкновенной в Литовской ССР // Лесоведение. 1972. № 2. С. 76—78.

Гриф В. Г. Количество ДНК на геном в биосистематике растений // Цитология. 1998. Т. 40. № 7. С. 690—705.

Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 550—553.

Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные (морфолого-систематическй обзор и кариология). Л., 1986. 192 с.

Круклис М. В. Кариологические особенности *Picea obovata* // Лесоведение. 1971. № 2. С. 75—84.

Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М., 1989. 104 с.

Медведева Н. С., Муратова Е. Н. Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 1. № 6. С. 15—21.

Муратова Е. Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 5. С. 700—712.

Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 452—465.

Муратова Е. Н., Круклис М. В. Содержание ДНК у голосеменных растений в связи с их эволюцией // Успехи соврем. биол. 1981. Т. 91. Вып. 1. С. 29—48.

Назарова Э. А. Кариосистематика латуковых Южного Закавказья (триба *Lactuceae*, семейство *Asteraceae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1990. 40 с.

Пальцев А. М. Форма семенной чешуи шишек географических экотипов ели разной продуктивности в Московской области // Лесоведение. 1989. № 2. С. 36—43.

Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск, 1999. 169 с.

Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 176 с.

Правдин Л. Ф., Шершукова О. П. Сравнительный кариологический анализ двух форм ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. f. *europaea* Tepl. и *P. a.* f. *deflexa* Tycz. // Лесоведение. 1971. № 5. С. 81—85.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика хромосомного изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Путенихин В. П., Кармышева Н. И. Интрогрессивная гибридизация ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1999. № 1. С. 44—53.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2000. № 1. С. 73—80.

Седельникова Т. С., Ефремов С. П., Муратова Е. Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом и структурные перестройки в кариотипе болотных популяций сосны обыкновенной // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 689—695.

Скупченко Н. А. Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР // Лесоведение. 1975. № 2. С. 70—74.

Фарукшина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1997. № 2. С. 78—84.

Шахбазов В. Г., Шестопалова Н. Г. Некоторые особенности ядрышек в клетках гибридного лука // ДАН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1207—1208.

Шершукова О. П. Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978. С. 82—86.

Янбаев Ю. А., Шигапов З. Х., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. 1997. Т. 33. № 9. С. 1244—1249.

Berlyn G. P., Royte G. Z., Anoruo A. O. Cytophotometric differentiation of high elevation spruces: physiological and ecological implications // For. Abstr. stain technology. 1993. Vol. 54. N 1. P. 1—14.

Brown G. R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J. B. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in White spruce using fluorescence in situ hybridization // Genome. 1993. Vol. 36. N 2. P. 261—267.

Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s-5.8s-26s rRNA and 5s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. and Appl. Genet. 1997. Vol. 95. N 1—2. P. 1—9.

Dhillon S. S. DNA in tree species // Cell in tissue culture in forestry. Dordrecht, 1987. P. 298—313.

Herzog S. Investigations on chromosomes of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) // Silvae Genet. 1987. Vol. 36. N 1. P. 42—44.

Miksche J. P. Introspecific variation of DNA per cell between *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. provenances // Chromosoma. 1971. Vol. 32. P. 343—352.

Murray B. G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. Suppl. A. P. 3—15.

Nicoloff N., Anastassova-Kristeva M., Kunzell G. Changes in nucleolar organizer activity due to segmental interchange between satellite chromosomes in barley // Biol. Zentrbl. 1977. Bd 96. S. 223—227.

Ohri D., Khoshoo T. N. Genome size in gymnosperms // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 153. N 1—2. P. 119—132.

Pravdin L. F., Abaturova G. A., Shershukova O. P. Karyological analysis of european and siberian spruce and their hybrids in the USSR // Silvae Genet. 1976. Vol. 25. N 3/4. P. 89—95.

Price H. J., Sparrow A. H., Nauman A. F. Evolutionary and developmental considerations of the variability of nuclear parameters in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume, and estimated DNA content of 236 gymnosperms // Brookhaven Symposia in Biology. 1973. Vol. 25. P. 390—421.

Teoh S. B., Rees H. B-chromosomes in white spruce // Proc. Roy. Soc. London. 1977. Vol. 198. N 1133. P. 325—344.

Terasmaa T. A comparative karyomorphological study of Estonian and Lapland provenances of *Picea abies* (L.) Karst. // Ann. Bot. Fenn. 1972. Vol. 9. N 2. P. 97—101.

Wakamiya J., Price H. J., Messina M. G., Newton R. J. Pine genome diversity and water relations // Physiol. Plant. 1996. Vol. 96. P. 13—20.

SUMMARY

Karyotype of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) from West Siberia is characterized by a constant diploid complement of 24 chromosomes (2n = 2x = 24). Mixoploids and B-chromosomes occur with a different frequency in populations of the species from bog, sogra and dry valley. In the studied Siberian spruce populations four pairs of chromosomes, namely IX, X, XI and XII, were identified individually. Chromosomes of I—VIII pairs form a unified group with equal morphometric parameters. Chromosomal polymorphism of secondary constriction number and their location has been revealed. The spruce karyotypes from the bog and the sogra are characterized by the highest number and diffuse location of secondary constrictions chromosomes with four secondary constrictions were first found for the species in the karyotype of spruce from the bog. Number of nucleoli in interphase nuclei and nuclei: nucleoli ration is higher in spruce populations from the bog. Chromosomal aberrations and mitotic irregularities occurred in spruce populations from the bog, the sogra and the dry valley.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

СФАГНОВЫЕ ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. SPHAGNUM-SPRUCE FORESTS IN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 12.11.2003

В группе ассоциаций сфагновых ельников выделены четыре ассоциации, две из которых характеризуются господством в моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* и представляют собой первую стадию заболачивания ельников. Асс. Sphagno girgensohnii–Piceetum развивается в более олиготрофных условиях по сравнению с асс. Equiseto–Piceetum. Северотаежная асс. Ledo–Piceetum отличается преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе растений олиготрофных болот, а асс. Carici lasiocarpae–Piceetum с разреженным древесным ярусом представляет собой переход к мезотрофным болотам. Широко распространенные ранее по всей таежной зоне долгомошные ельники в настоящее время отсутствуют на Северо-Западе и, вероятно, по всей южной тайге Европейской России.

Ключевые слова: сфагновые ельники, классификация, Европейская Россия.

Сфагновые ельники — широко распространенная группа ассоциаций ельников во всех подзонах таежной зоны Европейской России. В эту группу ассоциаций объединены сообщества еловых лесов, в моховом ярусе которых доминируют сфагновые мхи или *Polytrichum commune*. Долгомошные ельники включены в эту группу, потому что они не отличаются от ельников с развитым покровом из сфагнума по составу травяно-кустарничкового яруса, условиям увлажнения и минерального питания. *Polytrichum commune* далеко не всегда является предшественником сфагновых мхов в процессе заболачивания (Самбук, 1927), а сфагнум сменяется кукушкиным льном и при осветлении древостоя (Орлов и др., 1974).

Мы не выделяем отдельно зеленомошно-сфагновые, долгомошно-сфагновые и прочие переходные типы. В связи с развитым микрорельефом в заболоченных ельниках моховой покров на промежуточных стадиях заболачивания обычно мозаичный. Отдельные пятна сфагнума и кукушкина льна встречаются и во многих сообществах зеленомошных ельников. О новых растительных ассоциациях имеет смысл говорить только тогда, когда долгомошный или сфагновый покров начинают преобладать по площади.

Данная работа представляет собой очередную статью в серии, посвященной анализу растительных ассоциаций еловых лесов Европейской России. Основой для ее выполнения послужили 124 геоботанических описания, бóльшая часть которых выполнена авторами и С. Г. Самбуком в период с 1976 по 2003 г. во время работы Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН[1] (см. таблицу).

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), листостебельных мхов — по И. И. Абрамову, Л. А. Волковой (1998), сфагновых мхов — по Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1968).

Фитоценотическая таблица сфагновых ельников

	Sphagno girgensohnii —Piceetum		Equiseto—Piceetum		Ledo—Piceetum	Carici lasiocarpae—Piceetum
Число описаний	62		60		1	1
Древесный ярус						
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.5	0.2
Picea abies	09	100	08	100	1.0	06
Betula pubescens	01	79	02	88	+	04
Pinus sylvestris		42		22	+	
Populus tremula		24		28		
Alnus glutinosa		2		2		
Подрост						
Picea abies	8	98	9	98	3	5
Betula pubescens		35		33	2	5
Populus tremula		19		10		
Alnus incana		2		15		
A. glutinosa				2		
Quercus robur		3		2		
Подлесок						
Sorbus aucuparia		73	1	90	+	
Frangula alnus						+
Salix caprea		10		10		
S. cinerea		8		3	+	
Juniperus communis		8		12		
Rosa acicularis		2		5		
Травяно-кустарничковый ярус						
Vaccinium myrtillus	35	100	8	90	20	+
Melampyrum pratense		42		18		
Avenella flexuosa	1	39		15		
Equisetum sylvaticum		27	28	100		
Linnaea borealis		16		37		
Maianthemum bifolium	2	58	3	83		
Oxalis acetosella		19	4	72		
Solidago virgaurea		6		37		
Trientalis europaea		55		77		
Gymnocarpium dryopteris		6		25		
Calamagrostis canescens		8		30		
Orthilia secunda		26		60		
Athyrium filix-femina		3		25		
Dryopteris carthusiana		29		75		
Deschampsia cespitosa		5		33		
Viola epipsila		2	1	28		
Ranunculus repens				13		
Vaccinium vitis-idaea	4	98	3	87	2	+
Carex globularis	1	74	1	65	2	
Luzula pilosa		45		47		
Rubus saxatilis		11		22		
Calamagrostis arundinacea		18		22		
Lycopodium annotinum		11		18		
Lysimachia vulgaris		3		13		
Rubus chamaemorus		16		13		
Molinia caerulea		11		3		

Продолжение таблицы

	Sphagno girgensohnii —Piceetum		Equiseto—Piceetum		Ledo—Piceetum	Carici lasiocarpae—Piceetum
Comarum palustre		2		10		
Carex cinerea		6		17		
Potentilla erecta		2		10		
Ledum palustre					40	
Vaccinium uliginosum					20	+
Chamaedaphne calyculata					+	1
Andromeda polifolia						+
Carex rostrata						10
C. lasiocarpa						25
Eriophorum vaginatum						5
Menyanthes trifoliata						10
Epilobium palustre						+
Oxycoccus palustris						2
Моховой ярус						
Sphagnum girgensohnii	46	77	59	93		
S. angustifolium	7	13	3	8	80	80
S. magellanicum	3	18	3	22		
S. wulfianum	1	19	1	35		
S. centrale	1	8	2	13		10
S. russowii	7	18		3	2	+
S. squarrosum		6	1	18		
Polytrichum commune	4	82	2	73	3	
Pleurozium schreberi	6	89	4	78	2	+
Hylocomium splendens	1	45	1	45	2	
Dicranum scoparium	1	40		38		
D. polysetum	1	52		25		
Rhytidiadelphus triquetrus		3		18		
Ptilium crista-castrensis					1	
Aulacomnium palustre		13		10		+
Polytrichum strictum						+

Примечание. Правые числа в колонках — среднее проективное покрытие, %, левые — постоянство.

Эта группа ассоциаций неоднородна по степени заболачивания. В слабо заболоченных чернично-сфагновом и хвощево-сфагновом ельниках в моховом ярусе абсолютно господствует *Sphagnum girgensohnii*. Все остальные виды сфагнума встречаются редко и не играют сколько-нибудь значительной роли в этих ельниках. К сожалению, в лесной геоботанической литературе виды сфагновых мхов приводятся далеко не всегда, поэтому трудно судить о том, насколько широко распространены ельники с доминированием *S. girgensohnii* на территории Европейской России. В горных ельниках Центральной Европы и Альп этот вид также преобладает в моховом ярусе сфагновых ельников. Этот вид *Sphagnum* чисто лесной. В этих ассоциациях он имеет свой фитоценотический оптимум, а на болотах он не встречается. Достаточно постоянно встречается *Polytrichum commune*, а на приствольных повышениях — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*. *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* имеют среднее покрытие 3—7 %, а остальные виды (*S. russowii*, *S. centrale*, *S. wulfianum*, *S. squarrosum*) встречаются редко. В обзоре ельников республики Коми (Мартыненко, 1999) приведено 12 асsoциаций сфагновых ельников, в большинстве которых указан (без оценок обилия) *S. warnstorfii*, отсутствующий в наших описаниях.

Сфагновые ельники располагаются обычно в замкнутых понижениях рельефа или по окраинам верховых болот, где наблюдается обильное застойное увлажнение верхних горизонтов почвы в течение большей части вегетационного сезона. В связи с этим зона неустойчивой аэрации охватывает всю толщу почвы (Орлов и др., 1974).

Сомкнутость древостоя в сфагновых ельниках колеблется от 0.6 до 0.8, но в подзоне северной тайги снижается до 0.3—0.4. К ели обычно примешивается береза (*Betula pubescens*), нередко довольно обильна сосна, реже встречается осина. Подрост ели обилен, нередко его покрытие составляет 10 % и более, и нет оснований сомневаться, что в этих условиях ель может успешно воспроизводить себя. Подрост березы и осины малочисленный, подрост сосны отсутствует. В подлеске довольно постоянно встречается лишь *Sorbus aucuparia*, но ее обилие невелико. Почвы сфагновых ельников характеризуются наличием слоя торфа, чаще всего не более 20—30 см. Почвы торфяно-подзолисто-глеевые или торфяно-глеевые.

Кроме этих слабо заболоченных ельников, главным образом в подзонах средней и северной тайги, встречаются ельники с преобладанием в травяно-кустарничковом и моховом ярусах болотных видов. Они представляют собой более далеко зашедшую стадию заболачивания. Они значительно сильнее обводнены, и ель в этих условиях чувствует себя уже плохо. Сомкнутость и высота древесного яруса обычно в таких ельниках значительно ниже.

Ельник чернично-сфагновый (Sphagno girgensohnii–Piceetum)

Эта ассоциация характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus*. Постоянны *Vaccinium vitis-idaea* и *Carex globularis*. От следующей ассоциации ее дифференцирует более высокое постоянство *Melampyrum pratense*, *Avenella flexuosa*, отсутствие или низкое постоянство дифференциальных видов следующей ассоциации. В моховом ярусе значительно более высокое обилие и постоянство имеет только *Dicranum polysetum*, но этому не стоит придавать большого значения, несмотря на большое число описаний в обеих ассоциациях. Флористический состав этой ассоциации свидетельствует о весьма олиготрофных условиях. Она входит в динамический ряд заболачивания бедных ельников черничных. Заболачивание в этой ассоциации еще не зашло далеко. Болотные виды не играют никакой заметной роли в травяно-кустарничковом ярусе. В моховом ярусе обычно доминирует *S. girgensohnii*, изредка доминантами становятся *S. angustifolium* или *S. russowii*. Смена доминирующих видов сфагнов не отражается на составе сообществ, в связи с чем мы и сочли возможным объединить сообщества с доминированием всех этих видов в одну ассоциацию. Таким же образом поступали геоботаники и ранее.

Эта ассоциация распространена по всей территории лесной зоны Европейской России. В Ленинградской обл. ее описывали Н. А. Коновалов (1928), З. Н. Смирнова (1928), А. А. Ниценко (1960), С. А. Дыренков (Дыренков и др., 1969), Е. В. Дмитриева (1973). З. Н. Смирнова впервые разделила ельник чернично-сфагновый и ельник хвощево-сфагновый. Для Вологодской обл. эту ассоциацию приводят К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов (1962), для южной части Республики Коми — Б. П. Колесников (1985), для Карелии — С. Усков (1930), М. И. Виликайнен (1971), Н. А. Коновалов и В. А. Поварницын (1931) описывали ее в Нижегородской обл.

В Молого-Шекснинском междуречье А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957) выделили две ассоциации: Piceetum myrtilloso-sphagnosum и P. vaccinioso-sphagnosum (с преобладанием Vaccinium vitis-idaea в травяно-кустарничковом ярусе). Но брусника постоянна и довольно обильна и в чернично-сфагновом ельнике, поэтому нет достаточных оснований говорить об отдельной бруснично-сфагновой ассоциации. В Костромской обл. эта ассоциация была описана А. Д. Смирновой (1936), в Московской Мещере — Т. В. Былеевой (1966), на севере Тверской обл. — В. Г. Карповым и Е. С. Шапошниковым (1983). На южном пределе распространения ельников И. М. Григора (1960) описал асс. Pinus sylvestris + Picea abies–Vaccinium myrtillus–Sphagnum fallax.

Нередко в литературе приводятся сфагново-осоковые ельники. В том случае, когда в травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Carex globularis*, их можно включать в ассоциацию чернично-сфагновых ельников, так как там *C. globularis* постоянна и обильна. Таковы осоково-сфагновые ельники из Ленинградской обл. (Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960), северной Карелии (Солоневич, 1933), водораздела Онеги и Северной Двины (Соколова, 1937), северной части Смоленской обл. (Гроздов, 1950), бассейна Вычегды (Колесников, 1985) и Piceetum myrtilloso-globulari-caricosum А. А. Корчагина (1940) из Печоро-Илычского заповедника.

Ельник хвощево-сфагновый (Equiseto–Piceetum)

Он характеризуется доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Equisetum sylvaticum*, а в моховом ярусе — *Sphagnum girgensohnii*. Ельники с высоким проективным покрытием хвоща лесного, но без сфагнового покрова, сюда не отнесены. Этот вид имеет очень широкую экологическую амплитуду по отношению к увлажнению и встречается в лесных сообществах, не отличающихся повышенным увлажнением. Эта ассоциация развивается в условиях несколько большей проточности и несколько большего богатства почвы (Цинзерлинг, 1932; Орлов и др., 1974).

От предыдущей эту ассоциацию отличают более высокое обилие и постоянство *Oxalis acetosella*, более высокое постоянство *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Orthilia secunda*, *Dryopteris carthusiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Athyrium filix-femina*. Это все обычные лесные мезофиты, не свидетельствующие о глубоко зашедшем процессе заболачивания. Только *Calamagrostis canescens* и *Viola epipsila* можно считать гигромезофитами. В ряде описаний обилие *Equisetum sylvaticum* невысоко, и такие описания отнесены к данной ассоциации на основании флористического состава травяно-кустарничкового яруса.

Моховой ярус характеризуется преобладанием сфагновых мхов, среди которых абсолютно преобладает *Sphagnum girgensohnii*. Состав мохового яруса довольно изменчив, и в некоторых сообществах могут быть обильны другие виды сфагнов: *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. russowii*, *S. centrale*. Мезотрофные виды сфагнов (*S. riparium*, *S. squarrosum*) встречаются редко и не играют какой-либо роли в сложении мохового яруса. Лесные зеленые мхи имеют среднее покрытие около 10 %, но они приурочены в основном к приствольным повышениям. Всего в обеих ассоциациях сфагновых ельников было отмечено 60 видов мохообразных.

Polytrichum commune постоянен, но его среднее покрытие невелико, и только в одном описании покрытие достигает 40 %. Ельники с доминированием в моховом ярусе *Polytrichum commune* нами ни разу не были встречены, хотя в литературе они приводятся часто для самых разных районов распространения ельников.

Ельник хвощево-сфагновый широко распространен по территории таежной зоны Европейской России. В Ленинградской обл. ее описывали С. Я. Соколов (1926), З. Н. Смирнова (1928), А. А. Ниценко (1960). Для северо-западной части Карельского перешейка Е. В. Дмитриева (1973) приводит две ассоциации: Piceetum equisetoso-sphagnosum и P. equisetoso-caricoso-sphagnosum. Вторая отличается лишь высоким обилием *Carex stellulata* и представляет собой не более чем вариант первой. В. С. Говорухин и Ф. Н. Мильков (1951) для южной части Псковской обл. приводят вариант хвощево-сфагнового ельника с высоким обилием кислицы и майника. В предыдущей работе по ельникам Северо-Запада нами была выделена только одна ассоциация сфагнового ельника, в которой хвощ лесной не имел высокого обилия (Василевич, 1983). Вариант этой ассоциации с *Gymnocarpium dryopteris* приводит А. А. Корчагин (1940) для Печоро-Илычского заповедника под названием P. sphagnoso-linnaeani-dryopteridosum.

Широко распространена эта ассоциация на Среднем Урале (Горчаковский, 1956; Коновалов, Куклина, 1964; Зубарева, 1967, 1973). Ф. В. Самбук (1927), А. А. Корчагин (1929), К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов (1962) описывали эту ассоциацию в Вологодской обл., А. Д. Смирнова (1943, 1954) — на севере Кировской обл., а на всей территории Кировской обл. — В. И. Василевич (2003). Для Молого-Шекснинского междуречья А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957) приводят две близкие ассоциации: P. equisetoso-myrtilloso-sphagnosum и P. equisetoso-myrtilloso-vaccinioso-sphagnosum. Обе могут быть включены в нашу ассоциацию хвощево-сфагнового ельника, хотя первая несколько более заболоченная. Там встречаются *Calla palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*. К этой же ассоциации относится Piceetum equisetosum из Нижегородской обл. (Коновалов, Поварницын, 1931). Ее приводит Т. В. Былеева (1966) для Московской Мещеры, а В. М. Обновленский и Б. В. Гроздов (1934) — для Смоленской обл. На юге Республики Коми она описана Б. П. Колесниковым (1985).

В отличие от предыдущей данная ассоциация широко распространена и в подзоне северной тайги. В районе Тиманского кряжа сообщества этой ассоциации описаны В. Н. Андреевым (1935) и А. А. Корчагиным (1956). Это особый северный вариант хвощево-сфагнового ельника, характеризующийся более высоким обилием *Rubus chamaemorus*, присутствием *Chamaepericlymenum suecicum*. Сюда же следует отнести Piceetum caricoso-sphagnosum (Виликайнен и др., 1977) из Прибеломорской низменности, но их P. equisetoso-sphagnosum — скорее болото с елью, чем еловый лес. В северной Карелии хвощево-сфагновый ельник описывали С. Я. Соколов (1926) и К. И. Солоневич (1934). Для бассейна Печоры ее приводит Ф. В. Самбук (1932), для бассейна Пинеги — Д. Н. Сабуров (1972), а А. Л. Паршевников и В. Г. Чертовской (1961) — для Кольского п-ова. Она характерна для всей подзоны северной тайги (Чертовской, Волосевич, 1967).

На юге Архангельской обл. был описан ельник хвощево-сфагновый (Архипов, 1932), в котором доминантом травяного яруса является *Equisetum palustre* и встречаются виды олиготрофных (*Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*) и эвтрофных болот (*Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*. Это уже болото с елью, а не заболоченный ельник.

По В. А. Мартыненко (1999), ельник хвощево-сфагновый встречается во всех подзонах тайги Республики Коми. Он достаточно хорошо соответствует нашему ельнику хвощево-сфагновому. Ее ельник папоротничково-сфагновый также может быть включен в эту ассоциацию, так как *Gymnocarpium dryopteris* довольно часто в ней встречается. Некоторые флористические особенности объясняются северо-восточным положением Республики Коми в Европейской России (присутствие *Rubus humilifolius*).

Обе ассоциации сфагновых ельников имеют очень широкий географический ареал, охватывающий все подзоны таежной зоны, включая и подзону хвойно-широколиственных лесов. В подзоне северной тайги ельник чернично-сфагновый, судя по литературе, встречается уже редко. Объясняется это тем, что там в заболоченных ельниках появляется ряд гипоарктических видов, которые нередко господствуют в травяно-кустарничковом ярусе, снижая при этом относительное участие черники.

В наших материалах по сфагновым ельникам имеется несколько геоботанических описаний, которые никак нельзя отнести ни к одной из этих двух ассоциаций. Такого рода ельники встречаются в литературе, на основании чего они и были выделены в особые ассоциации.

Ельник багульниковый (Ledo–Piceetum)

Единственное наше описание было сделано в Медвежегорском р-не Карелии. Сомкнутость крон — 0.5, а высота древостоя — 16—18 м, что говорит о том, что это настоящий еловый лес, хотя и гораздо более заболоченный, чем ельники чернично-сфагновый и хвощево-сфагновый. Доминантом травяно-кустарничкового яруса является *Ledum palustre*, присутствуют *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*. В моховом ярусе господство переходит от *Sphagnum girgensohnii* к *S. angustifolium*. Торфяная залежь имеет мощность всего 15 см, но нижние ярусы уже имеют четко выраженный болотный характер. Это сообщество находится вблизи северной границы подзоны средней тайги. Значительно севернее, в подзоне северной тайги бассейна р. Печоры Ф. В. Самбук (1932) описал асс. P. sphagno-ledosum. Основными видами в травяно-кустарничковом ярусе являются *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Rubus chamaemorus*. Вероятно, как варианты этой ассоциации можно считать его ассоциации P. nanobetuloso-sphagnosum и P. sphagno-chamaemorosum. В. Б. Сочава (1927) на восточном склоне Полярного Урала выделил асс. Sphagnopiceetum nano-betulosum с высотой древесного яруса до 8 м и с густым кустарниковым ярусом из *Betula nana*. Для всех этих ассоциаций характерно преобладание в травяно-кустарничковом ярусе гипоарктических видов, которые заходят в заболоченные ельники в подзоне северной тайги, а южнее встречаются только на болотах.

Эту ассоциацию приводит А. А. Корчагин (1956) для Западного Притиманья под названием P. myrtilloso-sphagnosum. Это более южный вариант данной ассоциации, где гипоарктические кустарнички играют еще сравнительно небольшую роль. Сюда можно также отнести асс. P. baccoso-globulari-caricosum из Печоро-Илычского заповедника (Корчагин, 1940) с обильными в травяно-кустарничковом ярусе *Empetrum nigrum* и *Vaccinium uliginosum*, асс. P. sphagnosum В. И. Рутковского (1933) из Северной Карелии, а также ряд ассоциаций, описанных Д. Н. Сабуровым (1972) из бассейна р. Пинеги и А. М. Леонтьевым (1937) на севере Архангельской обл.

Характеристику этой ассоциации даем по описаниям Ф. В. Самбука (1932). Сомкнутость древесного яруса — 0.3—0.4, высота — 5—7 м. В древостое к ели примешиваются в незначительном количестве *Betula tortuosa* и *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус из *Betula nana* выражен не всегда. В травяно-кустарничковом ярусе постоянно обильны *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Ledum* *palustre*, *Rubus chamaemorus*; часто обильна *Carex globularis*. Сфагновый покров сложен *Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium* или *S. warnstorfii*.

В. А. Мартыненко (1999) в группе ассоциаций ельники сфагновые для территории Республики Коми приводит 12 ассоциаций. Ряд этих ассоциаций встречается только в подзоне северной тайги. Это ельник сфагновый (со слабо развитым травяно-кустарничковым ярусом), ельник ерниково-сфагновый, ельник багульниково-сфагновый, ельник голубично-сфагновый, ельник морошково-сфагновый (он встречается и в средней тайге). Все эти ассоциации можно отнести без сомнений к ельнику багульниково-сфагновому. Ельник чернично-сфагновый встречается редко в северной тайге. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника, встречаются *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, водяника, багульник, морошка. В моховом покрове (без сведений об обилии) — *Sphagnum warnstorfii*, *S. balticum*, *S. fuscum*, *S. centrale*. Эта ассоциация не соответствует нашей ассоциации ельник чернично-сфагновый ни по составу травяно-кустарничкового, ни мохового яруса. Она значительно ближе к ельнику багульниково-сфагновому. Чисто доминантный подход в этой относительно простой ситуации дает сбои.

Ельник осоковый (Carici lasiocarpae–Piceetum)

Единственное описание было выполнено на востоке Ленинградской обл. Такой ельник только условно может быть отнесен к лесам. Сомкнутость крон всего лишь 0.2, а высота древесного яруса — 5.8 м. По характеру растительности это переходное (мезотрофное) болото, на котором обычно имеется редкий ярус невысокой березы. Береза и в этом описании составляет значительную долю древесного яруса.

В травяном ярусе господствуют растения переходных болот: *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, а в моховом ярусе — *Sphagnum angustifolium*. К этой ассоциации можно отнести P. herboso-sphagnosum М. И. Виликайнена (1971) из южной Карелии с сомкнутостью древостоя не более 0.3 и доминированием в травяном ярусе вахты, а также P. sphagnosum из Вологодской обл. А. А. Корчагина (1929) и К. Н. Игошиной (1930) с Урала. В моховом ярусе преобладают *Sphagnum riparium*, *S. magellanicum*, *S. girgensohnii*.

Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) выделяют группу ассоциаций Piceeta caricosa, в которой приведена только одна ассоциация P. sphagnoso-caricosum. Эта ассоциация встречается в подзоне северной тайги. Сомкнутость крон в этой ассоциации — 0.4—0.5. В подлеске растут *Duschekia fruticosa*, *Salix pyrolifolia*, *Rosa acicularis*, может быть много *Betula nana*. В травяном ярусе доминируют *Carex globularis* или *C. cespitosa*, меньше *C. limosa*, *C. cinerea*, встречаются голубика, багульник, вороника, морошка, черника, клюква. Сплошной сфагновый покров образован *Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*, *S. nemoreum*, *S. warnstorfii*. Эту ассоциацию, наверно, следует отнести к нашей ассоциации ельник багульниковый, несмотря на значительное участие весьма разных по экологии осок. Самым южным форпостом этой ассоциации можно считать описанную на северо-западе Карельского перешейка асс. P. fruticuloso-sphagnosum (Дмитриева, 1973). Она возникает при дальнейшем заболачивании ельника чернично-сфагнового и характеризуется появлением *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre*. В моховом ярусе господствует *Sphagnum compactum*.

В. А. Мартыненко (1999) приводит еще одну ассоциацию — ельник топянохвощево-сфагновый. Ель и *Equisetum fluviatile* — виды, несовместимые по своей экологии. *E. fluviatile* растет с высоким обилием только там, где вода в течение большей части вегетационного периода стоит на поверхности почвы, а такие местообитания крайне неблагоприятны для роста ели. Ассоциация встречается очень редко в северной тайге, и скорее всего это кратковременная стадия смены сфагнового ельника низинным болотом.

Мартыненко выделила группу травяно-сфагновых ельников, которая включает 6 ассоциаций. Эта группа экологически очень пестра. Ельник разнотравно-сфагновый, ельник лабазниково-сфагновый — ассоциации с обильным проточным увлажнением, но слабо заболоченные. Ельник вейниково-сфагновый (с *Calamagrostis purpurea*) отличается более олиготрофными условиями, а ельник вахтово-сфагновый и ельник сабельниково-осоково-сфагновый (с *Carex rostrara*) образованы типично болотными видами. Объединяет все эти ассоциации только сплошной сфагновый покров. Для всех ассоциаций приведены только два вида — *Sphagnum girgensohnii* и *S. warnstorfii*, что довольно странно, так как эта группа объединяет очень разные по составу травяно-кустарничкового яруса сообщества, но с видами *Sphagnum* в большинстве лесных геоботанических работ дело обстоит не очень хорошо.

Л. П. Рысин, Л. И. Савельева (2002) в группе ассоциаций Piceeta sphagnosa выделяют 8 ассоциаций. Асс. P. myrtilloso-sphagnosum является самой распространенной среди них. Ее ареал простирается от северной тайги до южной границы южной тайги. Объединяют все сообщества этой ассоциации только доминирование черники и сплошной моховой покров. В этой ассоциации обилен *Equisetum sylvaticum*, на повышениях — майник, кислица, седмичник. Это сближает данную ассоциацию с нашим ельником хвощево-сфагновым. Встречаются в этой ассоциации *Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Comarum palustre*, *Chamaepericlymenum suecicum*. Это в основном чисто болотные виды, встречающиеся под елью преимущественно в северной тайге.

Для северной тайги они приводят также асс. P. uliginosi-vaccinioso-sphagnosum с доминированием голубики, P. ledoso-sphagnosum с доминированием багульника и P. chamaemoroso-sphagnosum с доминированием морошки.

Ельник долгомошный (Polytricho–Piceetum)

В. Н. Сукачев рассматривал долгомошные ельники в качестве второй группы ассоциаций, и эта тенденция сохранилась до настоящего времени. Основной диагностический признак этой ассоциации — преобладание в моховом покрове *Polytrichum commune*. В отношении происхождения и дальнейшей динамики этой ассоциации в литературе нет единого мнения. Одни считают, что это длительная стадия заболачивания всех еловых лесов (Андреев, 1935), другие полагают, что *Polytrichum commune* широко распространяется лишь по гарям, на почвах, удобренных золой (Колесников, 1985). А. А. Ниценко (1954) считал, вслед за В. Н. Сукачевым, что существуют первичные долгомошники и вторичные, возникшие под влиянием пожара в черничных и сфагновых лесах. Он отмечал, что чистые долгомошники представляют собой кратковременное явление, и в большинстве долгомошников обычно наблюдается комплексно-мозаичный покров из кукушкина мха и сфагнов.

М. П. Ахминова (1983) показала, что древостои ели сильнее угнетают *Polytrichum commune*, чем сфагновые мхи, но при исключении влияния корней ели кукушкин лен вытесняет сфагнум. *Sphagnum girgensohnii* лучше приспособлен к устойчивому сосуществованию с елью. Все это объясняет редкость долгомошных ельников. За 20 с лишним лет работы на Северо-Западе России было выполнено лишь одно описание, где кукушкин лен имел покрытие в 40 %. В литературе существуют разные высказывания относительно встречаемости и площадей, занимаемых долгомошными ельниками, но нужно иметь в виду, что из-за мозаичности мохового покрова существует довольно большая неопределенность, относить ли данный фитоценоз к долгомошным, зеленомошным или сфагновым лесам. Но можно с уверенностью утверждать, что в настоящее время долгомошные ельники на Северо-Западе и в бассейне р. Вятки отсутствуют. Чем это объясняется, сказать трудно. С одной стороны, понятно стремление заполнить пробел в общеизвестной классификационной схеме еловых лесов. В этом случае достаточно найти один небольшой участок с более или менее значительным покрытием кукушкина льна, чтобы подтвердить существование долгомошных ельников в данном районе. С другой стороны, возможно, что площади этих ельников существенно сократились за последние десятилетия в связи с сокращением числа пожаров низкой интенсивности, при которых ель в древостое сохраняется, а кукушкин лен разрастается.

Данная ассоциация распространена от южных границ еловых лесов до подзоны северной тайги. И. М. Григора (1960) для Ровенской обл. Украины привел асс. Picea excelsa–Vaccinium myrtillus–Pleurozium schreberi, в которой высокое обилие имеет *Polytrichum commune*. П. А. Орлов (1956) описывал долгомошные ельники в западной части Орловской обл., а Б. В. Гроздов (1950) — в северной части Смоленской обл. Их характеристика дается в ряде работ по Белоруссии (Юркевич и др., 1971, 1979; Бойко и др., 1975). На территории Ленинградской обл. ее первыми описали С. Я. Соколов (1928) и З. Н. Смирнова (1928). А. А. Ниценко (1960) выделял долгомошно-черничные, долгомошно-брусничные и долгомошно-хвощевые ельники. С. Усков (1930) приводит долгомошные ельники для Карелии. В свободной работе по растительности Северо-Запада Ю. Д. Цинзерлинг (1932) писал, что долгомошные ельники встречаются во многих местах Ленинградской обл. (в ее довоенных границах).

На водоразделе Онеги и Северной Двины долгомошный ельник описала Л. А. Соколова (1937), на севере Архангельской обл. — А. М. Леонтьев (1937), а С. С. Архипов (1932) — на юге Архангельской обл. Для подзоны средней тайги Вологодской обл. ее приводит А. П. Шиманюк (1931), для севера Кировской обл. — А. Д. Смирнова (1943, 1954), для юга Республики Коми — Б. П. Колесников (1985). Ю. П. Юдин (1953) писал, что долгомошные ельники довольно широко распространены на юге Республики Коми. К. Н. Игошина (1964) отмечала, что долгомошные ельники обычны в ландшафте средней тайги Урала. В средней и южной тайге Прикамья их описывали Е. И. Юргенсон (1958), М. М. Данилова (1961).

Ряд авторов дают описания долгомошных ельников, в которых обилен *Equisetum sylvaticum* (Корчагин, 1929; Игошина, 1930; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). В. Н. Андреев (1935) в районе Тиманского кряжа, в подзоне северной тайги выделял 4 ассоциации долгомошных ельников. Из них P. polytrichoso-myrtillosum и P. polytrichoso-equisetosum очень близки друг к другу, в обоих обилен *Equisetum sylvaticum*. Его P. polytrichoso-chamaemorosum — специфический северный вариант долгомошных ельников. В подзоне южной тайги *Rubus chamaemorus* в заболоченных ельниках встречается очень редко. P. polytrichoso-uliginosum Андреева также не следует отделять от обычных долгомошников.

В. Н. Андреев считал, что P. polytrichoso-equisetosum относится к ряду непосредственного заболачивания ельников, а остальные — к рядам заболачивания сосняков. Но трудно предположить, что при заболачивании сосняков сосна сначала сменяется елью, а затем снова сосной. В заболоченных лесах условия для ели далеки от оптимальных.

Н. А. Коновалов (1929) приводит для Подмосковья две ассоциации долгомошных ельников: P. myrtilloso-polytrichosum и P. vaccinioso-polytrichosum, но это явно одна ассоциация.

Ф. В. Самбук (1932) обратил внимание на то, что в долгомошных ельниках почти всегда наблюдается мозаичность мохового яруса. Если заболачивание происходит на севере, где в зеленомошниках наблюдается значительная примесь лишайников, то лишайники вместе с зелеными мхами сохраняются на повышениях и в долгомошных ельниках.

В. А. Мартыненко (1999) выделила на территории Республики Коми 13 ассоциаций долгомошных ельников. По сути дела, те же 13 ассоциаций приводят Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) в своем обзоре еловых лесов всей Европейской России. По доминирующим видам травяно-кустарничкового яруса выделены такие ассоциации: Piceetum myrtilloso-polytrichosum, P. vaccinioso-polytrichosum, P. globulari-caricoso-myrtilloso-polytrichsum, P. iliginosi-vaccinioso-polytrichosum. Все эти ассоциации можно рассматривать как варианты одной ассоциации, тем более что их видовой состав, по приведенным данным, различается весьма слабо, все сводится к преобладанию одного вида из группы экологически сходных. Ассоциации P. chamaemoroso-polytrichium, P. ledoso-polytrichosum, P. avenelloso-globulari-caricoso-polytrichosum, P. chamaeperyclimenoso-polytrichosum, которые встречаются только в северной тайге, представляют собой явно другую ассоциацию. А P. equisetoso-polytrichosum и P. oxalido-mytrilloso-polytrichosum — аналоги P. equisetoso-sphagnosum, развивающиеся в условиях более богатых почв.

Вся группа долгомошных ельников не содержит видов, которые имели бы в ней свой фитоценотический оптимум. Обильны в долгомошниках те же виды, которые обычны и в сфагновых лесах.

В обзоре еловых лесов Республики Коми, сделанном Мартыненко, полностью отсутствуют ссылки на литературу. Остается совершенно не ясным, когда были сделаны описания, на основе которых выделена та или иная ассоциация. В наборе типов сероольховых лесов Северо-Запада с 1950-х годов по 1980-е годы произошли очень серьезные изменения (Василевич, 1998). Не исключено, что подобные изменения произошли и с долгомошными ельниками.

На северо-востоке Польши, в пределах равнинной части ареала *Picea abies* довольно широко распространена асс. Sphagno girgensohnii–Piceetum Polak. 1962, в травяном ярусе которой основную роль играют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Lycopodium annotinum*, *Oxalis acetosella*, постоянны *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*. Покрытие мохового яруса составляет 80—100 %. Его образуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, меньше обилие у *Bazzania trilobata*, *Plagiochila asplenioides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. fallax*, *S. nemoreum*. Характерные виды этой ассоциации: *Sphagnum girgensohnii*, *Listera cordata*, *Stellaria diffusa*, *Corallorhiza trifida* (Matuszkiewicz, 1977). B. Polakowski (1962) считал, что эта ассоциация близка к Pineto–Piceetum centrorossicum Br.-Bl., Sissingh et Vlieger, 1939, описанной по описаниям Коновалова из Подмосковья, но она сильно отличается от Sphagno girgensohnii–Piceetum присутствием ряда неморальных травянистых видов.

В этой ассоциации Polakowski выделял две субассоциации: lycopodietosum, в которой доминируют *Lycopodium annotinum*, *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensoh-*

nii, *S. palustre*, и myrtilletosum, в которой значительно участие *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*. Вторая субассоциация очень хорошо соответствует ельнику чернично-сфагновому. Асс. Sphagno girgensohnii–Piceetum приводят A. Sokołowski (1966, 1968) для Беловежской пущи и Z. Endler (1991) для пущи Борецкой.

В горах Центральной Европы и Альпах широко распространена асс. Sphagno–Piceetum (R. Tx, 1937) Hartmann 1953. В характерную комбинацию видов этой ассоциации входят *Picea abies*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Trientalis europaea*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Carex nigra*, *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *Polytrichum commune*, *Dicranum scoparium* (Jirásek, 1996). Это гораздо более сильно заболоченные ельники, чем чернично-сфагновый. В травяном ярусе этой ассоциации чаще всего доминируют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa* (Tüxen, 1937; Kuoch, 1954; Eberhardt et al., 1967; Borhidi, 1971; Ellenberg, Klötzli, 1972; Neuhäuslova, 2001), но эти виды обильны в большинстве ассоциаций европейских еловых лесов. Виды олиготрофных и эвтрофных болот постоянны и нередко обильны в этой ассоциации.

Асс. Equiseto–Piceetum J. Šmarda, 1950 в общем и целом соответствует восточноевропейским хвощево-сфагновым ельникам. Она характеризуется высоким обилием *Equisetum sylvaticum*, полным отсутствием болотных видов в травяном ярусе и доминированием в моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* (Jirásek, 1996).

Скандинавские геоботаники выделяют тип Picea abies–Vaccinium spp.-Sphagnum spp., который охватывает все выделенные нами ассоциации сфагновых ельников, а вариант Picea abies–Equisetum sylvaticum очень близок к ельнику хвощево-сфагновому (Påhlsson, 1995). Флористическая классификация до сих пор не очень сильно распространена в Скандинавии. Асс. Rubi chamaemori–Piceetum K.-Lund, 1962 характеризуется доминированием *Sphagnum girgensohnii* совместно с *S. angustifolium*, а в травяном ярусе обильны *Rubus chamaemorus*, *Equisetum sylvaticum* (Kielland-Lund, 1981; Dirßen, 1996). Это более олиготрофные сообщества, чем восточноевропейский хвощево-сфагновый ельник.

При сопоставлении центральноевропейских и восточноевропейских ассоциаций растительности следует быть крайне осторожным, так как географическая изменчивость ассоциаций, выделенных на основе флористических критериев, очень велика, и не приходится ожидать полного соответствия между ассоциациями из разных ботанико-географических областей.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., *Волкова Л. А.* Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриолог. журн. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.

Андреев В. Н. Лесная растительность Южного Тимана // Тр. Полярн. ком. АН СССР. 1935. Вып. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М., 1932. 71 с.

Ахминова М. П. Факторы, влияющие на флористический состав и количественное обилие листостебельных мхов // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 273—291.

Бойко А. В., Сидорович Е. А., Моисеева А. Б. Экспериментальные исследования природных комплексов Березинского заповедника. Минск, 1975. 376 с.

Былеева Т. В. О еловых лесах Московской Мещеры // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1966. № 6. С. 59—64.

Василевич В. И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1604—1613.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Василевич В. И. Еловые леса Кировской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 1—11.

Виликайнен М. И. Типологические характеристики объектов исследований // Лесн. растит. ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 7—21.

Виликайнен М. И., Воронова Т. Г., Щербаков Н. М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской низменности // Биол. и хоз. продуктивн. лесн. фитоцен. Карелии. Петрозаводск, 1977. С. 4—14.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. ин-та леса. 1962. Т. 52. С. 5—118.

Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Москов. обл. пед. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.

Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сб. тр. по лесн. хоз. Уральск. Лесотехн. ин-та. 1956. Вып. 3. С. 7—50.

Григора І. М. Ялинові ліси пониззя водосбору р. Стиру // Укр. ботан. журн. 1960. Т. 17. № 6. С. 68—75.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. 1950. 55 с.

Данилова М. М. Еловые леса средней тайги Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 11—19.

Дмитриева Е. В. Ельники западной части Карельского перешейка // Лесоведение. 1973. № 2. С. 51—64.

Дыренков С. А., Адашевская О. Р., Федорчук В. Н. Ельники Вепсовской возвышенности // Сб. научн.-иссл. работ по лесн. хоз. М., 1969. Вып. 12. С. 103—122.

Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. ин-та экол. раст. и животн. УФ АН СССР. 1967. Вып. 53. С. 13—87.

Зубарева Р. С. Типы широколиственно-хвойных лесов северной части Уфимского плато // Зап. Свердл. отд. ВБО. 1973. Вып. 6. С. 100—110.

Игошина К. Н. Растительность северной части Верхне-Камского округа Урал. области // Тр. биол. ин-та Перм. ун-та. 1930. Т. 3. Вып. 2. С. 73—176.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН. Сер. 3. 1964. Вып. 16. С. 83—230.

Карпов В. Г., Шапошников Е. С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 7—34.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 216 с.

Коновалов Н. А. Лесные ассоциации северо-западной части Вартемягской дачи Парголовского уч.-опытн. леснич. Ленингр. лесн. ин-та. 1928. Вып. 1. С. 165—187.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС // Тр. по лесн. опытн. делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Коновалов Н. А., Куклина Л. А. Ельники района верховьев реки Сулема в Свердловской области // Тр. комиссии по охр. прир. УФ АН СССР. 1964. Вып. 1. С. 85—105.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Прир. и хоз. уч.-опытн. лесн. Лен. Лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 252—303.

Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 287—327.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Илычского заповедника // Тр. Печорско-Илыч. запов. 1940. Вып. 2. С. 5—412.

Корчагин А. А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956. Вып. 11. С. 111—239.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинск. запов. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 81—222.

Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.

Ниценко А. А. Леса долгомошники в ботаническом и мелиоративном отношении // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1954. Вып. 34. С. 137—150.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.

Обновленский В. М., Гроздов Б. В. Ельники на водоразделах и естественное возобновление их при сплошно-лесосечных рубках. Смоленск, 1934. 116 с.

Орлов П. А. Некоторые данные о лесах Знаменского района Орловской области // Уч. зап. Орлов. пед. ин-та. 1956. Т. 10. С. 191—205.

Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 230 с.

Паршевников А. Л., Чертовской В. Г. Типы еловых лесов и почвы Терского лесхоза // Леса Кольского полуострова и их возобновление. 1961. С. 40—62.

Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края Карельской АССР // Тр. ин-та по изуч. леса. 1933. Т. 1. С. 1—97.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., 2002. 335 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 172 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Самбук Ф. В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Русск. бот. об-ва. 1927. Т. 12. № 1—2. С. 33—55.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины реки Печоры // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 49—145.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63—245.

Смирнова А. Д. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 119—134.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. II // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1954. Вып. 25. С. 191—226.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. петергоф. Ест.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—259.

Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 3. С. 135—154.

Соколов С. Я. Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского Лесного института // Прир. и хоз. уч.-опытн. лесн. Ленингр. лесн. ин-та. М., 1928. С. 95—164.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 9—81.

Солоневич К. И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53—84.

Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—78.

Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части РСФСР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 376 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Чертовской В. Г., Волосевич И. В. Основные типы сосновых и еловых северотаежных лесов // Вопр. таежного лесоводства на Европейском Севере. М., 1967. С. 23—35.

Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.

Юдин Ю. П. Основные группы типов лесов Коми АССР // Тр. Коми фил. АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 15—29.

Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 352 с.

Borhidi A. Die Zönologie der Fichtenwälder von Ost- und Südkarpaten // Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae. 1971. Vol. 17. N 3—4. S. 287—319.

Braun-Blanquet J., Sissingh H., Vlieger J. Klasse der Vaccinio–Piceetea // Prodromus der Pflanzengesellschaften. Fasc. 6. 1939. 123 s.

Dirßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart. 1996. 838 s.

Eberhardt E., Kopp D., Passarge H. Standorte und Vegetation des Kirchleerauer Waldes im Schweizerischen Mittelland // Veröff. Geobot. Inst. Rübel. 1967. H. 39. S. 13—134.

Ellenberg H., Klötzli F. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz // Mitt. Schw. Anst. für das forst. Versuchw. 1972. Bd 48. Hf 4. S. 589—772.

Endler Z. Charakterystyka fitosocjologiczna zespolów świerkowych Puszczy Boreckiej // Fragm. Flor. et geobot. 1991. Vol. 35. N 1—2. S. 295—303.

Jirásek J. Spoečenstva přirozenych smrčin Česke republiky // Preslia. 1996. Vol. 67. N 3—4. S. 225—259.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1—2. S. 53—250.

Kuoch R. Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weißtanne // Mitt. Schweiz. Anstalt forst. Versuchswes. 1954. Bd 30. S. 133—260.

Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. 4. Bory świerkowe i jodłowe // Phytocoenosis. 1977. Vol. 6. N 3. S. 151—226.

Neuhäuslova Z. Potential natural vegetation of the Czech Republic // Braun-Blanquetia. 2001. Vol. 30. 80 p.

Påhlsson L. Vegetationstyper i Norden. København, 1995. 627 p.

Polakowski B. Bory świerkowe na torfowiskach (zespól Piceo–Sphagnetum girgensohnii) w pólnocno-wschodnej Polsce // Fragm. Flor. et Geobot. 1962. Vol. 8. N 2. S. 139—156.

Sokołowski A. Fitosocjologiczna charakterystika borów świerkowych Puszczy Białowieskiej // Prace Inst. Bad. Lesn. 1966. N 304. S. 46—69.

Sokołowski A. W. Sespoły leśne nadleśnictwa Suwałki w puszczy Augustowskiej // Prace Inst. Badaw. Leśn. 1968. Vol. 349. S. 172—212.

Tüxen R. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. in Niedersachsen. 1937. Hf 3. S. 1—170.

SUMMARY

Four associations of sphagnum-spruce forests in European Russia were distinguished. *Sphagnum girgensohnii* dominates in the moss layer of two associations which represent the first stage of spruce forests paludification. Ass. Sphagno girgensohnii–Piceetum occurs in more oligotrophic habitats than ass. Equiseto–Piceetum. The geographical range of Ledo–Piceetum is limited by the northern boreal zone. It is characterized by dominance of peat bog species in the herb layer. Ass. Carici lasiocarpae–Piceetum with open tree layer is transitional to mesotrophic mires. Polytrichum-spruce forests are absent at present in the North-Western Russia and probably in all the southern boreal zone.

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев

ДНЕВНАЯ ДИНАМИКА ТРАНСПИРАЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

S.N.SHEREMETJEV. DIURNAL TRANSPIRATION DYNAMICS OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234—45—12
E-mail:snsh@nm.ru

Поступила 09.12.2003

Проведен анализ дневной динамики транспирации 49 видов травянистых растений из 11 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Показана возможность выявления суточных и ультрадианных ритмов транспирации с помощью программы «Cosinor 2.4» (http: /excelstat.newmail.ru). Продемонстрированы характерные формы кривых, свойственные большинству изученных видов. На градиентах температуры и влажности воздуха обнаружено, что в условиях самых высоких значений температуры и дефицита влажности воздуха преобладают виды, у которых отсутствуют суточные ритмы транспирации. И наоборот, в наиболее мягких условиях произрастания чаще всего встречаются виды с суточной периодичностью. У подавляющего большинства видов (71 %) максимальные значения интенсивности транспирации наблюдаются между 12 и 15 часами. У значительно меньшего количества растений (27 %) максимальная транспирация приходится на более ранние часы — между 10.5 и 12.5 ч. Акрофазы транспирации не смещаются под воздействием абсолютных величин условий почвенного водоснабжения или других факторов среды. Положение акрофаз транспирации не связано и с состоянием водного обмена растений. Однако сам процесс транспирации достаточно тесно связан с тем или иным фактором среды. Чем сильнее корреляция интенсивности транспирации с температурой и дефицитом влажности воздуха, тем позже наступает дневной максимум транспирации. Усиление коррелированности процесса транспирации с освещенностью смещает акрофазы испарения воды к полудню. Акрофазы транспирации у большинства видов находятся в достаточно узком (примерно 3 ч) коридоре между акрофазами температуры воздуха и освещенности. По положению акрофаз транспирации видно, что для одних видов более мощным синхронизирующим агентом является температура воздуха, для других — освещенность, а некоторые виды занимают некоторое среднее положение, находясь под одинаково сильным влиянием как температуры воздуха, так и освещенности. Раннее наступление акрофаз транспирации (раньше акрофаз освещенности) является признаком недостаточно благоприятных условий произрастания, возникающих либо в результате плохого водоснабжения растений, либо из-за напряженных конкурентных отношений между видами сообщества. Ультрадианные ритмы транспирации были обнаружены у 33 из 58 изученных видов. Преобладали 2 группы ритмов: с периодами 2—4 (у 14 видов) и 6—8 ч (у 12 видов). У сравнительно небольшого числа растений встречались ритмы с периодами 4—6 и 8—10 ч. Не удалось выяснить причины появления этих ритмов. Они достаточно бессистемно появлялись у видов в разных частях градиентов факторов среды. Предположено, что высокочастотные ритмы являются реализацией нормального функционирования и при ухудшении условий произрастания не проявляются.

Ключевые слова: травянистые растения, водный режим, транспирация, дневная динамика, косинор-анализ, градиент влажности почвы.

При полевых исследованиях водообмена дикорастущих травянистых растений практически всегда (с той или иной степенью подробности) изучается дневная динамика транспирации.

Почти во всех работах, посвященных этому вопросу, можно найти детальный анализ дневных или суточных кривых скорости испарения воды с поверхности листьев (Горшкова, 1971; Алексеенко, 1976; Свешникова, 1979; Горшкова и др., 1982; Бобровская, 1991, и др.). Однако из-за отсутствия доступного математического аппарата описание дневных или суточных ритмов проводится, как правило, на качественном уровне (исключением, достаточно близким к теме этой публикации, является работа Л. К. Кайбияйнена, 1984). По этой причине возникают трудности при проведении сравнительного анализа больших массивов данных, используя только их словесные описания. При этом из поля зрения исследователей невольно могут выпадать закономерности функционирования растений, которые невозможно увидеть без применения количественных методов.

В этой публикации мы приведем пример расчетов с помощью очень простой в использовании и доступной программы «Cosinor 2.3 for Excel 2000/XP», которая пригодна для анализа временно́й организации любых процессов, имеющих суточную периодичность (программу можно без ограничений загрузить на свой компьютер по адресу http://excelstat.newmail.ru или заказать у автора по электронной почте: snsh@nm.ru, epplab@mail333.com).

Цель работы — анализ: 1) суточных ритмов транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы; 2) зависимости этих ритмов от динамики факторов среды; 3) ультрадианных (имеющих периодичность менее 20 ч) ритмов транспирации.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1983—1988 и 1995—1997 гг. в 11 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почвы (от 4 до 140 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1).

Объектами наблюдений были представители 49 видов растений, из которых подавляющее большинство — поликарпические травы и 2 — полукустарнички (*Ana-*

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания во время проведения наблюдений

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности кал · см^2 · мин$^{-1}$
I	**Разнотравно-днепровскоковыльное** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996)	3.9	34.7 (14.2)	44.1 (14.1)	0.75 (12.0)
II	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палево-бурая супесчаная почва) (естественное местообитание)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983)	13.1	23.7 (14.0)	20.4 (14.5)	0.81 (12.0)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений			
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	освещенности кал·см^2·мин$^{-1}$
III	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палево-бурая супесчаная почва) (участок с искусственным поливом)	То же	21.2	23.7 (14.0)	20.4 (14.5)	0.81 (12.0)
IV	**Твердоосочково-змеевковое** (остепненный луг, почвы дернового ряда с песчаным и супесчаным аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1988)	37.1	24.2 (14.4)	13.4 (14.4)	0.87 (12.0)
V	**Ковыльно-разнотравно-вострецовое** (настоящая степь, лугово-каштановая остепненные почвы)	Сомон Туменцогт, Восточная Монголия (1984—1985)	50.3	21.1 (13.8)	11.6 (13.9)	0.77 (12.0)
VI	**Кровохлебковое** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997)	55.9	26.1 (14.8)	19.1 (14.8)	0.78 (12.0)
VII	**Злаково-осоковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1986)	99.6	21.8 (13.9)	8.6 (13.8)	1.24 (12.0)
VIII	**Осоково-разнотравно-злаковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1987)	104.0	22.3 (14.7)	14.2 (15.2)	0.84 (12.0)
IX	**Крупноразнотравно-дернистоосоковое** (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1995)	111.5	25.3 (13.9)	18.4 (13.9)	0.71 (12.0)
X	**Злаково-богаторазнотравное** (заболоченный луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1987)	123.5	22.6 (14.6)	13.7 (14.8)	1.31 (12.0)
XI	**Остроосоковое** (участок прибрежноводной растительности, песчаная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996)	143.9	21.6 (14.9)	11.6 (15.4)	0.26 (8.3)

Примечание. В скобках — акрофазы суточных ритмов, ч.

ТАБЛИЦА 2

Акрофазы суточных ритмов (φ) и периоды ультрадианных (T_u) ритмов транспирации (ч)

№ участка по табл. 1	№ объекта	Вид	Экологический тип	φ	T_u
I	1	*Artemisia austriaca* Jacq.	К	11.0 (—)	—
	2	*Carex colchica* J. Gay	К	9.8(—)	—
	3	*Galium ruthenicum*	К	6.4	4.3
	4	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	К	13.0(—)	2.5
	5	*Veronica spicata* L.	К	11.7(—)	—
II	6	*Allium polyrhizum*	С	12.7(—)	—
	7	*Anabasis brevifolia*	СК	12.5(—)	—
	8	*Stipa glareosa*	МК	13.5	—
III	9	*Allium polyrhizum*	С	12.5(—)	—
	10	*Anabasis brevifolia*	СК	12.8	—
	11	*Stipa glareosa*	МК	14.2	—
IV	12	*Carex duriuscula* C. A. Mey.	К	13.5	4.0
	13	*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng	К	13.5	7.3
	14	*Leymus chinensis*	К	13.1(—)	8.6
	15	*Potentilla bifurca* L.	МК	11.9(—)	8.8
V	16	*Artemisia frigida*	МК	12.4	3.7
	17	*Iris dichotoma* Pall.	С	13.7	3.1
	18	*Leymus chinensis*	МК	12.8	7.1
	19	*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht.	МК	12.7	—
	20	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	МК	12.7	7.5
	21	*Stipa krylovii* Roshev.	К	12.3	7.1
VI	22	*Calamagrostis epigeios*	МК	13.6	3.5
	23	*Carex melanostachya*	МК	12.6	—
	24	*Galium ruthenicum*	МК	13.4(—)	2.9
	25	*Lythrum virgatum* L.	КМ	10.8	2.9
	26	*Sanguisorba officinalis*	КМ	13.1(—)	3.4
	27	*Tanacetum vulgare* L.	М	13.3	2.2
VII	28	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	МК	13.6	6.7
	29	*Carex atherodes*	МК	13.5	6.8
	30	*C. lithophila* Turcz.	МК	13.2	6.9
	31	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	МК	13.8	—
	32	*Iris sibirica* L.	С	12.7	—
	33	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert	КМ	13.6	—
	34	*Polygonum sibiricum* Laxm.	М	12.6	—
VIII	35	*Agrostis mongholica* Roshev.	МК	13.0(—)	—
	36	*Anemone dichotoma* L.	М	13.7	—
	37	*Carex atherodes*	МК	13.6	—
	38	*Poa angustifolia* L.	К	13.1	—
	39	*Thalictrum simplex* L.	КМ	12.2	2.2
	40	*Vicia cracca*	М	13.0	2.2
IX	41	*Carex cespitosa* L.	МК	13.4	—
	42	*Filipendula ulmaria*	КМ	11.1	7.5
	43	*Iris pseudacorus* L.	КМ	12.4	—
	44	*Sanguisorba officinalis*	М	12.0	7.3
	45	*Valeriana wolgensis* Kazak.	КМ	11.0	—
	46	*Veronica longifolia*	КМ	11.3	7.7
X	47	*Artemisia laciniata* Willd.	М	12.9	8.2
	48	*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub	МК	12.9	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ участка по табл. 1	№ объекта	Вид	Экологический тип	φ	T_u
X	49	*Hemerocallis minor* Mill.	С	13.3	4.0
	50	*Leymus chinensis*	МК	13.8	—
	51	*Potentilla anserina* L.	М	13.0	—
	52	*Sanguisorba officinalis*	М	13.0	2.6
XI	53	*Alisma plantago-aquatica* L.	Гд	13.1(—)	3.1
	54	*Butomus umbellatus* L.	Гд	12.9	7.5
	55	*Carex acuta* L.	Гг	11.9	3.6
	56	*Lycopus europaeus* L.	Гг	11.2	8.2
	57	*Sagittaria sagittifolia* L.	Гд	13.1	3.8
	58	*Sparganium erectum* L.	Гд	11.8	7.1

Примечание. Экологический тип по отношению к почвенному увлажнению: Гг — гигрофит, Гд — гидрофит, К — ксерофит, КМ — ксеромезофит, М — мезофит, МК — мезоксерофит, С — суккулент, СК — суккулент с коронарным синдромом (по: Шереметьев, 1991 с изменениями). «—» — отсутствие ритма.

basis brevifolia C. A. Mey. и *Artemisia frigida* Willd.). Поскольку некоторые виды (*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel, *Anabasis brevifolia*, *Carex atherodes* Spreng., *C. melanostachya* Bieb. ex Willd., *Galium ruthenicum* Willd., *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel., *Sanguisorba officinalis* L., *Stipa glareosa* P. Smirn.) встречались не в одном, а в разных сообществах, то число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно 58 (табл. 2). Здесь нет возможности останавливаться на характеристике каждого вида. Отметим только, что основная масса корней у подавляющего большинства видов располагалась в верхнем слое почвы (до 30 см). Это было обусловлено как биологическими особенностями растений, так и свойствами почвогрунтов, на которых они произрастали.

Интенсивность транспирации каждого объекта наблюдений была подробно изучена (методом быстрого взвешивания) в дневной и сезонной динамике. Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью. Интенсивность транспирации пересчитывали на сухую массу навесок.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Достоверность коэффициентов парной (r^2) детерминации, приводимых в работе, определялась на доверительном уровне P = 0.95. Кроме того, как отмечено выше, для исследования суточных и ультрадианных ритмов процесса транспирации был использован косинор-анализ.

Описание косинор-анализа

Суть косинор-анализа состоит в аппроксимации исходных данных синусоидами методом наименьших квадратов. Для этого была написана программа «Cosinor» для Excel 2000/XP по алгоритму, предложенному И. П. Емельяновым (1976, 1986). Существуют и другие алгоритмы косинор-анализа (Halberg, 1969; Nelson et al., 1979; Bingham et al., 1982; Багриновский и др., 1973, и др.). Одно из достоинств алгоритма И. П. Емельянова состоит в том, что измерения (служащие входной информацией для косинор-анализа) могут быть получены через разные интервалы времени и в разные часы суток (но не менее 3). Каждый массив наблюдений за один день будем называть хронограммой (в противоположность этому расчетные кривые —

ТАБЛИ

Пример исходных данных (*Potentilla anserina*, злаково-богаторазнотравное сообщество)
с помощью программы

Время	Дни				
	Исходные				
	16.06.1987	23.06.1987	02.07.1987	07.07.1987	14.07.1987
7.4	1.600	2.084	1.782	2.018	1.979
8.4	1.793	2.129	1.126	1.888	2.277
9.4	1.694	2.120	1.504	2.456	3.024
10.4	2.513	2.815	2.450	2.483	3.714
11.4	2.524	3.878	2.275	3.672	2.865
12.4	3.285	2.882	2.335	4.070	2.700
13.4	2.843	3.023	2.125	2.601	2.269
14.4	2.057	4.435	2.005	2.925	3.541
15.4	2.840	3.859	2.578	4.178	4.221
16.4	2.899	4.293	2.032	3.960	2.600
17.4	0.987	3.012	1.867	3.689	3.446
18.4	0.757	1.146	1.587	2.517	2.297

Параметры синусоид для каждого

x	−2.004	−1.961	−0.838	−1.032	−0.824
y	−0.368	−0.895	−0.348	−0.917	−0.467
h	0.850	1.623	1.400	2.261	2.330
A	2.038	2.155	0.907	1.381	0.948
φ	12.7	13.6	13.5	14.8	14.0
δ	0.443	0.652	0.284	0.528	0.572

Расчетные синусоиды для каждого

Время					
7	1.014	1.265	1.280	1.642	2.092
8	1.534	1.827	1.517	1.982	2.337
9	2.007	2.376	1.746	2.342	2.582
10	2.402	2.873	1.952	2.696	2.810
11	2.691	3.285	2.119	3.020	3.005
12	2.854	3.583	2.238	3.293	3.154
13	2.881	3.748	2.299	3.495	3.247
14	2.770	3.768	2.300	3.613	3.277
15	2.527	3.642	2.239	3.639	3.243
16	2.171	3.378	2.120	3.571	3.146
17	1.724	2.995	1.953	3.414	2.994
18	1.218	2.518	1.748	3.178	2.797
19	0.687	1.980	1.519	2.880	2.567

Параметры средней

$x_c = -1.354$	$y_c = -0.354$	$h_c = 1.406$
$S_x = 0.250$	$S_y = 0.117$	$r = 0.186$

Данные для построения

$a = 0.798$	$b =$

Примечание. x, y — координаты точки в прямоугольной системе координат, по которым определяют мо
24-часовой синусоиды) ($г_{воды}/г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$); A — амплитуда ($г_{воды}/г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$); φ — акрофаза, ч; δ — сред-
носятся к средней синусоиде); S_x, S_y — ошибки x_c и y_c; r — коэффициент корреляции между x и y; a, b — боль-

ЦА 3

интенсивности транспирации ($г_{воды}/г^{-1}_{сух.массы} \cdot ч^{-1}$)и расчета 24-часовых синусоид «Cosinor» (рис. 1, *б*)

наблюдений

хронограммы

22.07.1987	30.07.1987	09.08.1987	13.08.1987	19.08.1987	Средняя хронограмма
1.758	1.775	1.443	1.416	0.984	1.684
2.152	3.363	1.586	1.723	1.302	1.934
2.200	3.338	1.675	1.706	1.200	2.092
3.025	2.990	1.506	2.655	1.372	2.552
3.500	3.049	1.774	2.147	1.208	2.689
3.038	2.459	2.722	1.739	1.655	2.689
4.535	2.561	3.192	2.132	1.299	2.658
4.494	2.763	2.206	1.606	1.263	2.730
1.482	3.051	2.655	1.497	1.288	2.765
1.695	1.647	1.805	1.641	0.970	2.354
1.083	1.841	1.555	1.772	1.549	2.080
0.893	1.137	1.296	1.297	0.717	1.364

дня наблюдений

−3.052	−1.369	−1.344	−0.661	−0.452	
−0.285	0.261	−0.469	0.010	−0.058	
0.551	1.687	1.047	1.369	0.945	
3.065	1.394	1.424	0.661	0.456	
12.4	11.3	13.3	11.9	12.5	
0.669	0.423	0.371	0.276	0.197	

дня наблюдений. Период Т = 24 ч

					Средняя синусоида
[illegible]	2.293	0.942	1.550	1.066	1.415
[illegible]	2.597	1.313	1.708	1.121	1.777
[illegible]	2.839	1.666	1.843	1.223	2.113
3.051	3.003	1.977	1.946	1.307	2.402
3.425	3.077	2.224	2.010	1.366	2.622
3.603	3.056	2.391	2.030	1.397	2.760
3.572	2.942	2.467	2.005	1.396	2.805
3.336	2.742	2.446	1.936	1.365	2.755
2.910	2.470	2.329	1.829	1.305	2.613
2.324	2.146	2.125	1.691	1.221	2.389
1.616	1.789	1.848	1.530	1.117	2.098
0.836	1.426	1.516	1.359	1.002	1.760
0.036	1.081	1.152	1.188	0.883	1.397

синусоиды

$A_c = 1.399$

$\varphi_c = 12.976$

$\delta_c = 0.131$

эллипса ошибок

0.365

$\theta = 6.329$

дуль и фазу (равные амплитуде и акрофазе) в полярной системе координат; *h* — мезор (величина среднего уровня неквадратическое отклонение синусоиды от соответствующей хронограммы (те же параметры с индексом «с» от-шая и малая полуоси эллипса; *θ* — угол наклона большой оси эллипса к оси абсцисс (в градусах).

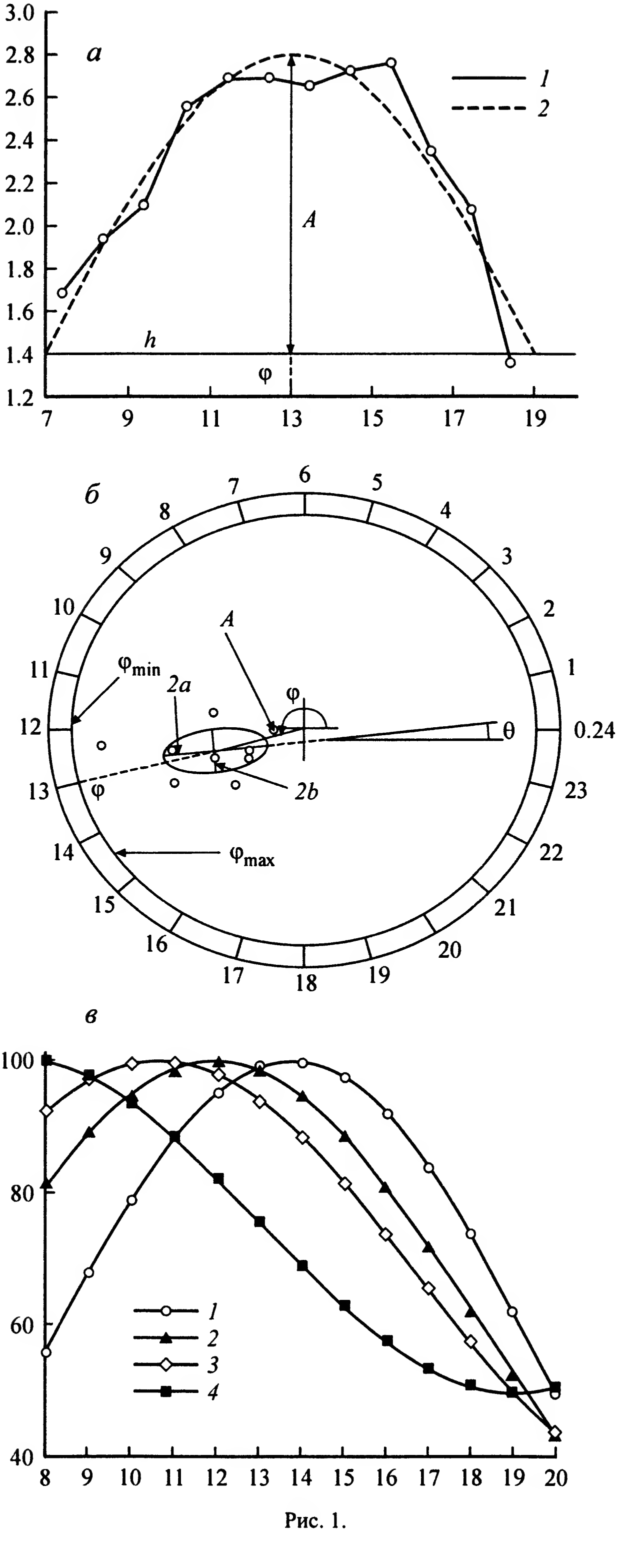

а
3.0
2.8
2.6
2.4
2.2
2.0
1.8
1.6
1.4
1.2
7
9
11
13
15
17
19
A
h
φ
1
2
б
6
5
4
3
2
1
0.24
23
22
21
20
19
18
17
16
15
14
13
12
11
10
9
8
7
φmin
φmax
2a
2b
A
φ
θ
в
100
80
60
40
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
1
2
3
4

Рис. 1.

синусоидами). Тогда входной информацией для анализа суточных и ультрадианных ритмов транспирации будет массив хронограмм (ансамбль реализаций), полученных в течение вегетационного периода для каждого вида растения (табл. 3). Выходной информацией косинор-анализа являются основные параметры ритмов: мезор, т. е. величина среднего уровня синусоиды (h), амплитуда синусоиды (A) и акрофаза, т. е. время наступления максимума функции (φ) (рис. 1, *а*). Эти данные рассчитываются как для отдельных синусоид, так и для средней синусоиды (дальнейшее изложение будет опираться на анализ именно средних суточных и ультрадианных синусоид, причем в расчет будут браться, как правило, только те данные, которые находятся в пределах области интерполяции). Кроме того, рассчитывается и ряд дополнительных показателей: x, y, r, x_c, y_c, S_x, S_y, δ, δ_c, a, b, θ (см. примечание к табл. 3) и собственно синусоиды. Среди этих показателей находятся и данные для построения эллипса ошибок (рис. 1, *б*).

Построение эллипса ошибок необходимо, в частности, для определения достоверности существования ритмов на принятом доверительном уровне (в нашей работе для суточных ритмов был принят уровень 0.95, для ультрадианных — 0.90), определения доверительных интервалов акрофаз с помощью касательных к эллипсу, опущенных из начала координат на циферблат (рис. 1, *б*). Наименьших затрат времени (порядка минут) для построения доверительных эллипсов можно добиться с помощью программы «CorelDraw», в которой легко и очень точно позиционируются любые графические объекты.

С положением акрофаз связана форма дневных ритмов транспирации (рис. 1, *в*). Если максимум транспирации наблюдается после полудня, то кривые имеют более или менее правильную куполообразную форму без заметной асимметрии. По мере смещения максимумов транспирации на ранние утренние часы все в большей степени проявляется правосторонняя асимметрия кривых транспирации, а в течение большей части дня наблюдается ее депрессия. Эта депрессия может быть связана с недостаточным водоснабжением растений из-за низкой влажности почвы или конкуренции с другими видами сообщества (Шереметьев, 2002).

На рис. 2 приведены примеры средних хронограмм и соответствующих им средних суточных синусоид для некоторых видов растений с различными формами дневных ритмов транспирации. Анализ показал, что эти ритмы различаются не только визуально, но и по своим количественным характеристикам: 1) статистически достоверен только суточный ритм транспирации (рис. 2, *а*); 2) одновременно существуют статистически достоверные ритмы с периодами 24 и 4 ч (рис. 2, *б*); 3) 24 и 7 ч (рис. 2, *в*); 4) суточный ритм отсутствует (т. е. его существование невозможно доказать на принятом доверительном уровне и с имеющимся набором исходных данных, хотя объективно он может реализоваться), но ярко выражена гармоника с периодом 3 ч (рис. 2, *г*). Эти 4 формы кривых можно назвать характерными, по-

---

а — основные характеристики дневных ритмов транспирации (на примере *Potentilla anserina*, злаково-богаторазнотравное сообщество): мезор (h), амплитуда (A) и акрофаза (φ). *1* — дневной ход транспирации, *2* — расчетная синусоида. По оси абсцисс — часы суток (здесь и на рис. 2, 3, 6—9, 14 местное астрономическое время); по оси ординат — интенсивность транспирации, $\text{г}_{\text{воды}} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух. массы}} \cdot \text{ч}^{-1}$. *б* — эллипс ошибок средней синусоиды для интенсивности транспирации *Potentilla anserina* на 24-часовом циферблате: $\varphi_{\min}$, $\varphi_{\max}$ — доверительный интервал для φ; $2a$, $2b$ — удвоенные большая и малая полуоси эллипса; θ — угол наклона большой оси эллипса к оси абсцисс. Кружками обозначены параметры синусоид (в полярных координатах — модуль и фаза, которые равны амплитуде и акрофазе соответствующей синусоиды) для каждого дня наблюдений (табл. 2). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1а. *в* — связь между положением акрофаз и формой дневных ритмов транспирации: *1* — *Elytrigia repens*, злаково-осоковое сообщество (φ = 13.8 ч), *2* — *Sanguisorba officinalis*, крупноразнотравно-дернистоосоковое сообщество (φ = 12.0 ч), *3* — *Lythrum virgatum*, кровохлебковое сообщество (φ = 10.8 ч), *4* — *Galium ruthenicum*, разнотравно-днепровскоковыльное сообщество (φ = 6.4 ч). По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — интенсивность транспирации, % от максимальной реализации в течение дня.

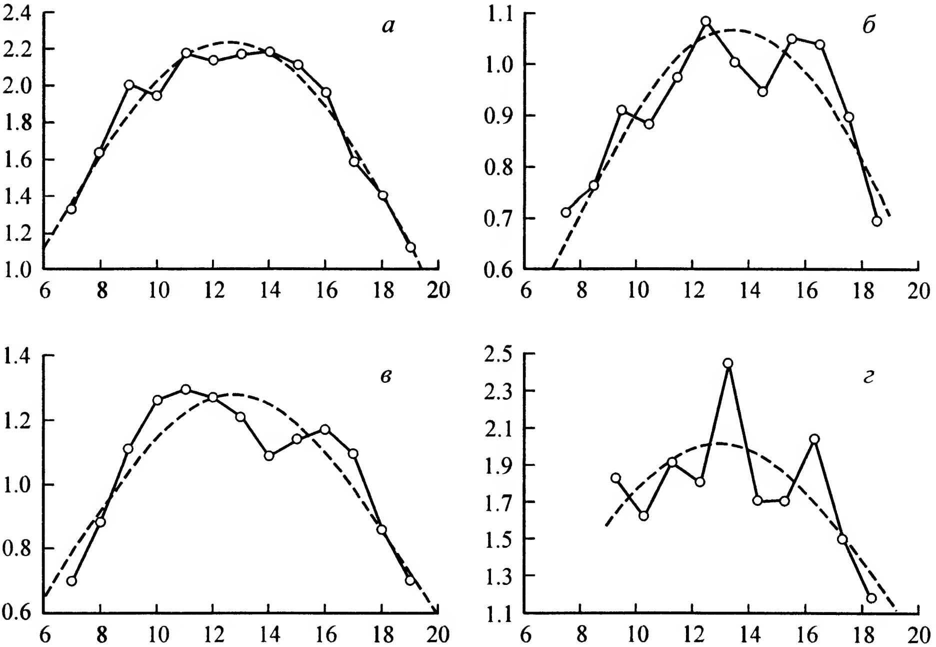


Рис. 2. Примеры дневных ритмов транспирации некоторых видов растений в разных условиях произрастания.

а — *Potentilla tanacetifolia* (ритм с периодом 24 ч), ковыльно-разнотравно-вострецовое сообщество; *б* — *Carex duriuscula* (ритмы с периодами 24 и 4 ч), твердоосочково-змеевковое сообщество; *в* — *Leymus chinensis* (ритмы с периодами 24 и 7.1 ч), ковыльно-разнотравно-вострецовое сообщество; *г* — *Sanguisorba officinalis* (ритм с периодом 3.1 ч), кровохлебковое сообщество. Пунктиром показаны синусоиды с периодом 24 ч. По осям абсцисс — время суток, ч; по осям ординат — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$.

скольку именно ими (или их вариациями) исчерпываются почти все формы как индивидуальных, так и средних хронограмм, имеющихся в нашем распоряжении (не только транспирации, но и дефицита водного насыщения и оводненности листьев, в последнем случае с той разницей, что в дневные часы наблюдаются не акрофазы, а батифазы — время, в которое функция минимальна).

Наличие или отсутствие суточных и ультрадианных ритмов, как отмечено выше, определялось графически. Если какая-либо часть эллипса попадает на начало системы координат, то соответствующий ритм следует считать статистически недостоверным на принятом доверительном уровне. Напротив, существование ритмов считается доказанным, если эллипс не перекрывает начало системы координат. Например, можно показать, что у всех видов разнотравно-днепровскоковыльного сообщества не удалось выявить суточную периодичность транспирации (рис. 3, *а*). У видов злаково-осокового сообщества суточные ритмы испарения воды выявляются с высокой степенью достоверности (рис. 3, *б*). В чем причина таких различий в реализации процесса транспирации, мы попытаемся разобраться в следующих разделах статьи. Здесь же необходимо отметить следующее.

Отсутствие статистически значимых суточных ритмов может быть вызвано 3 причинами. 1-я причина вызвана просто тем, что амплитуды составляющих среднюю хронограмму исходных хронограмм невелики в силу, например, напряженности факторов среды, и периодичность процесса в целом не поддается определению (именно эта ситуация отражена на рис. 3, *а*). 2-я причина обусловлена ярко выраженной ультрадианной периодичностью (при высоком среднем уровне транспира-

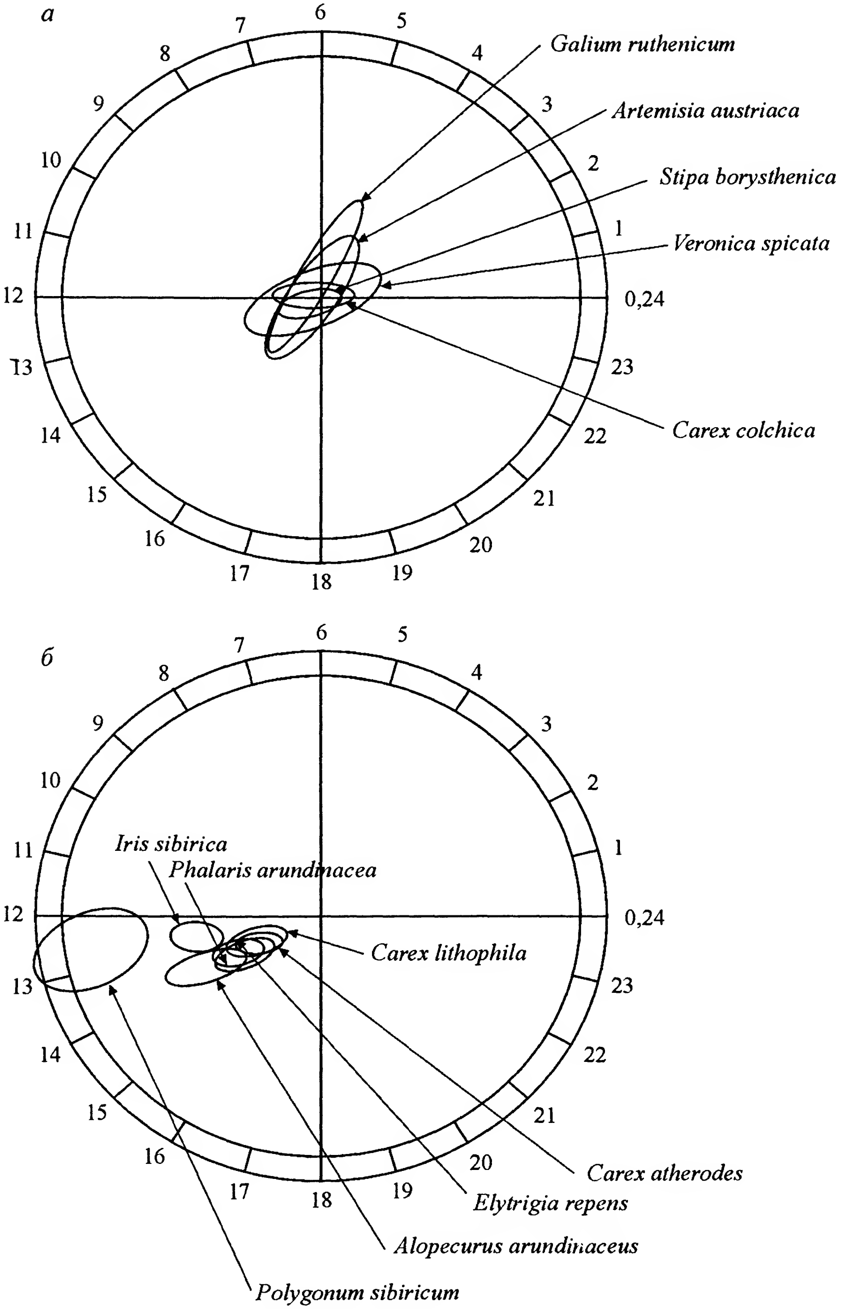


Рис. 3. Примеры доверительных эллипсов суточных ритмов транспирации для видов разнотравно-днепровскоковыльного (*а*) и злаково-осокового (*б*) сообществ.

ции), которая маскирует суточную периодичность. Именно по этой причине мы не смогли обнаружить суточные ритмы у нескольких видов растений. 3-я причина состоит в том, что в исходных индивидуальных хронограммах ритмы прослеживаются достаточно отчетливо, но все они в течение сезона наблюдений смещаются, так что в средней хронограмме (и синусоиде) они нивелируются.

С другой стороны, у тех видов, для которых выявлены суточные ритмы транспирации, индивидуальные (для каждого дня наблюдений) хронограммы должны достаточно хорошо совпадать, не очень сильно смещаясь относительно друг друга в течение сезона вегетации, иметь достаточно высокую интенсивность процесса транспирации, так что в целом можно выявить компактные эллипсы ошибок, свидетельствующие о наличии суточной периодичности (рис. 3, *б*).

Результаты

Суточные ритмы транспирации

Существование суточных ритмов транспирации на градиентах факторов среды. Одной из основных причин отсутствия суточной периодичности транспирации является, судя по всему, напряженность условий произрастания. Это можно выяснить, если проанализировать количество видов с наличием такой периодичности или без нее в разных частях градиентов факторов среды (рис. 4). Так, на градиенте влажности почвы отчетливо видно, что в наиболее сухой его части относительное количество видов с отсутствием суточной периодичности велико, а по мере увеличения запасов воды в почве это количество постепенно снижается (рис. 4, *а*). Это подтверждается и статистически, так как бисериальный коэффициент корреляции достоверен и равен 0.51 ($t_ф = 4.17$, $t_{ст} = 2$).

На градиентах температуры (рис. 4, *б*) и влажности воздуха (рис. 4, *в*) также заметно, что в условиях самых высоких значений температуры и дефицита влажности воздуха преобладают виды, у которых не обнаружены суточные ритмы транспирации. И наоборот, в наиболее мягких условиях произрастания чаще всего встречаются виды с суточной периодичностью. Это также подтверждается статистически. Соответствующие бисериальные коэффициенты корреляции равны 0.46 ($t_ф = 3.68$, $t_{ст} = 2$) и 0.43 ($t_ф = 3.41$, $t_{ст} = 2$).

Рассмотрим факторы, от которых зависят основные характеристики суточных ритмов транспирации — амплитуды и акрофазы.

Амплитуды суточных ритмов транспирации зависят только от интенсивности этого процесса ($r = 0.695$, рис. 5). С увеличением интенсивности транспирации увеличиваются и амплитуды суточных ритмов. Других корреляций для амплитуд найдено не было.

Акрофазы ритмов транспирации связаны не столь однозначными зависимостями, как амплитуды, а поэтому требуют более пристального анализа. Рассмотрим сначала частоту встречаемости различных акрофаз для тех видов, у которых наличие суточных ритмов испарения воды с поверхности листьев подтверждается статистически (рис. 6). У подавляющего количества видов (70.5 %) максимальные значения интенсивности транспирации наблюдается между 12.5 и 14.5 часами.[1] У значительно меньшего числа видов (27.3 %) максимальная транспирация приходится

---

[1] Поскольку в годы наших наблюдений по-разному вводилось (или не вводилось) декретное и летнее время, для того, чтобы избежать разногласий в данных, они были скорректированы на местное астрономическое время (в пункте наблюдений в полдень наблюдается наивысшее стояние солнца).

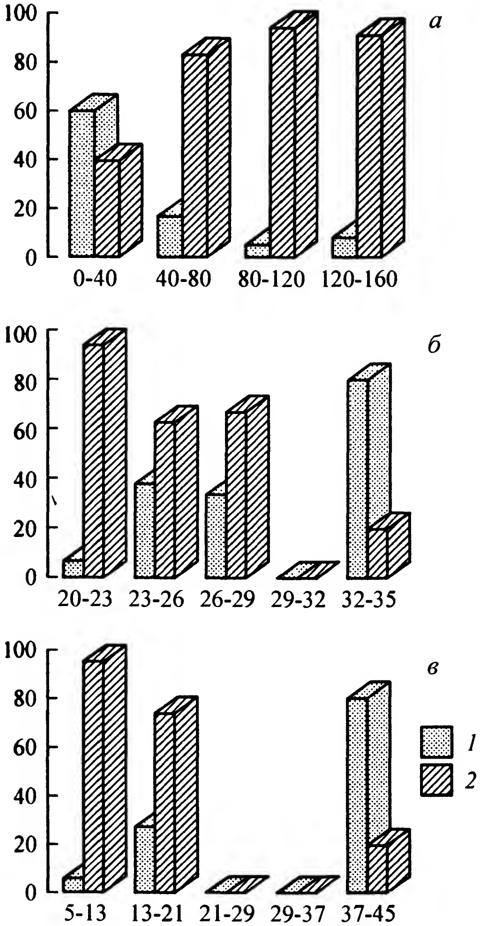


Рис. 4. Соотношение числа видов (% от общего их числа на каждом участке градиента) с отсутствием (*1*) и наличием (*2*) суточных ритмов транспирации в разных частях градиентов влажности почвы (*а*), температуры (*б*) и дефицита влажности (*в*) воздуха.

По осям абсцисс интервалы: *а* — запаса воды в почве, мм; *б* — температуры воздуха, ° С; *в* — дефицит влажности воздуха, мб; по осям ординат — частота, %.

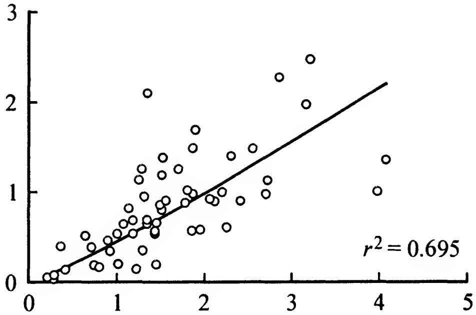


Рис. 5. Связь между средневидовыми величинами интенсивности транспирации и амплитудами суточных ритмов.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации, $г_{воды} \times г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; по оси ординат — амплитуда, $г_{воды} \times г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$.

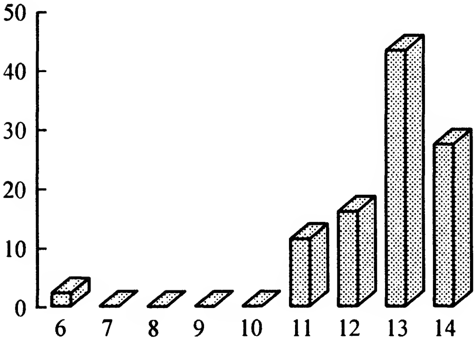


Рис. 6. Частота встречаемости акрофаз суточных ритмов транспирации.

По оси абсцисс — середины часовых интервалов; по оси ординат — частота, % от общего числа видов со статистически подтвержденными суточными ритмами транспирации.

на более ранние часы — между 10.5 и 12.5 ч. Только у одного вида (*Galium ruthenicum*, разнотравно-днепровскоковыльное сообщество), который, судя по всему, в наибольшей степени пострадал от действия высокой температуры воздуха и низкой влажности воздуха и почвы, максимальная транспирация (впрочем, не очень высокая — 0.6—0.7 $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$) приходилась на ранние утренние часы и затем в течение дня постепенно снижалась.

В связи с этим интересно рассмотреть вопрос о зависимости акрофаз суточных ритмов транспирации от действия факторов среды (рис. 7). Обнаружена лишь очень слабая и ненадежная зависимость акрофаз от температуры и дефицита влажности воздуха (рис. 7, *а*, *б*). Акрофазы не смещаются под воздействием условий почвенного водоснабжения (рис. 7, *в*).

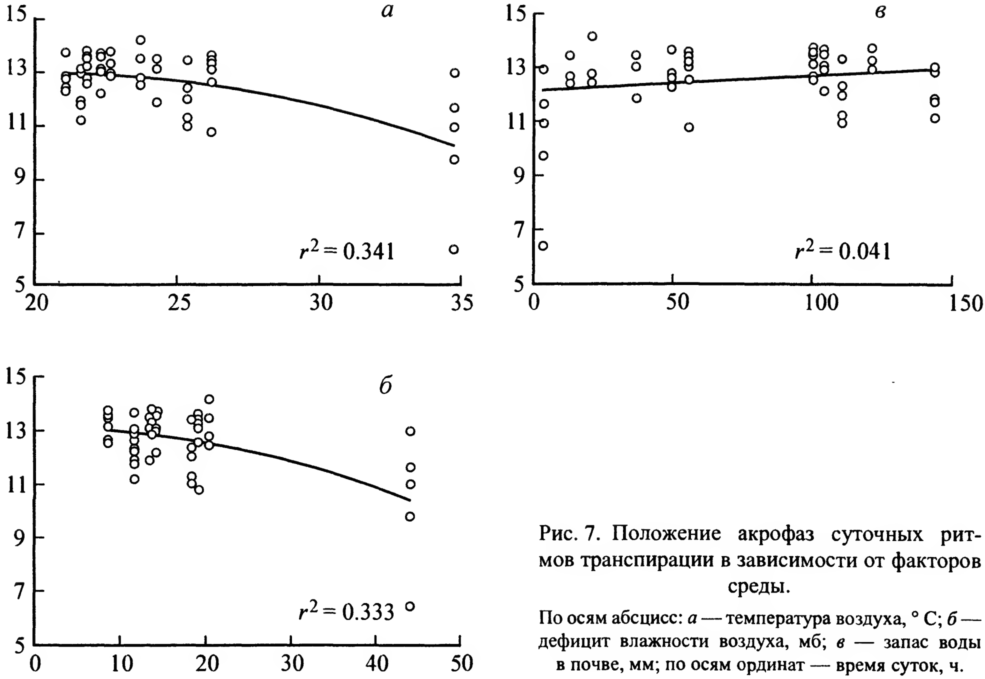


Рис. 7. Положение акрофаз суточных ритмов транспирации в зависимости от факторов среды.

По осям абсцисс: *а* — температура воздуха, ° С; *б* — дефицит влажности воздуха, мб; *в* — запас воды в почве, мм; по осям ординат — время суток, ч.

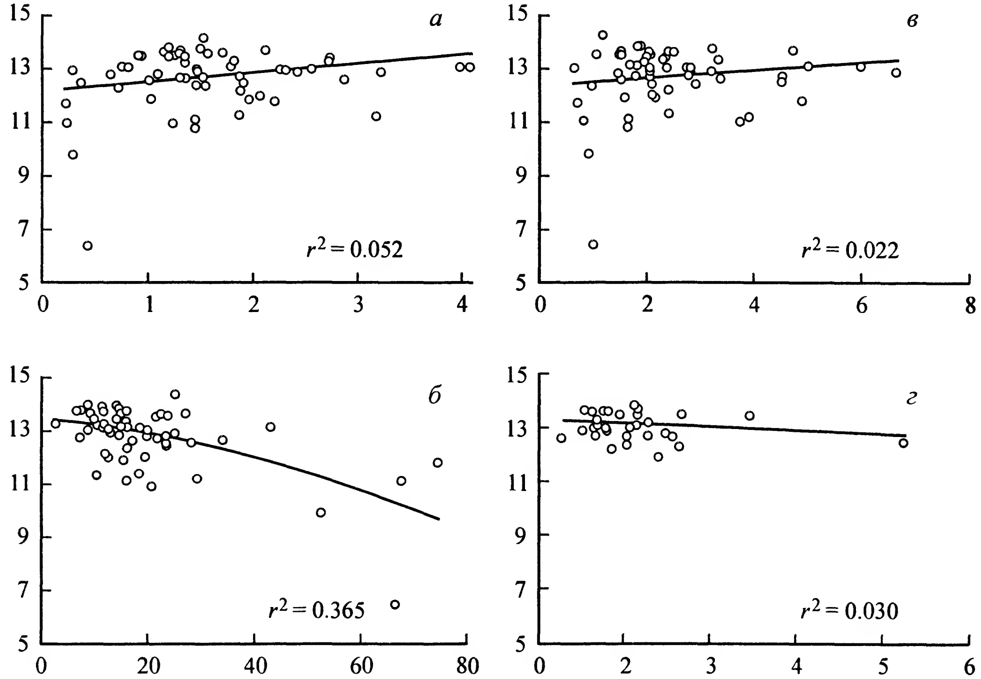


Рис. 8. Положение акрофаз суточных ритмов транспирации в зависимости от средневидовых величин водного режима растений.

По осям абсцисс: *а* — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; *б* — дефицит водного насыщения, %; *в* — содержание воды в листьях, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; *г* — осмотическое давление клеточного сока, МПа; по осям ординат — время суток, ч.

Можно предположить, что их положение связано с состоянием водного обмена растений. Однако видно (рис. 8, *а*, *в*, *г*), что акрофазы никак не связаны ни с интенсивностью транспирации, ни с оводненностью листьев или осмотическим давлением клеточного сока. Лишь не очень сильная связь существует между акрофазами и дефицитом водного насыщения в листьях растений (рис. 8, *б*).

Видно, что прямолинейный подход, продемонстрированный на двух последних графиках (рис. 7, 8), не может дать сколько-нибудь существенных результатов. Судя по этим рисункам, ни внешние, ни внутренние факторы не оказывают существенного влияния на положение акрофаз. Их незначительные смещения в течение дня можно было бы объяснить действием случайных причин, а сами ритмы транспирации настолько устойчивы, что могут быть признаны эндогенными. В пользу этого факта может свидетельствовать наличие суточных ритмов транспирации (с максимумами около полудня) почти у всех видов (за исключением *Alisma plantago-aquatica*), произрастающих на участке, который бо́льшую часть дня затенялся деревьями, а максимум освещенности наблюдался в ранние утренние часы (рис. 9). Однако дальнейшие исследования показали, что даже в небольших смещениях акрофаз суточных ритмов транспирации можно найти некоторые закономерности.

Корреляции между дневными ритмами транспирации и факторов среды. При одновременной регистрации дневных ритмов транспирации и факторов среды неизбежно исследуется степень их коррелированности. A priori понятно, что чем сильнее коррелированы ритмы транспирации и фактора среды, тем меньше они различаются по форме и больше совпадают по времени. Поэтому возникает вопрос о влиянии этой коррелированности на положение акрофаз ритмов транспирации.

У большинства видов интенсивность транспирации тесно коррелирована с факторами среды (рис. 10). Достоверные коэффициенты корреляции с температурой воздуха проявляются у 57 % видов, с дефицитом влажности воздуха — у 53, с осве-

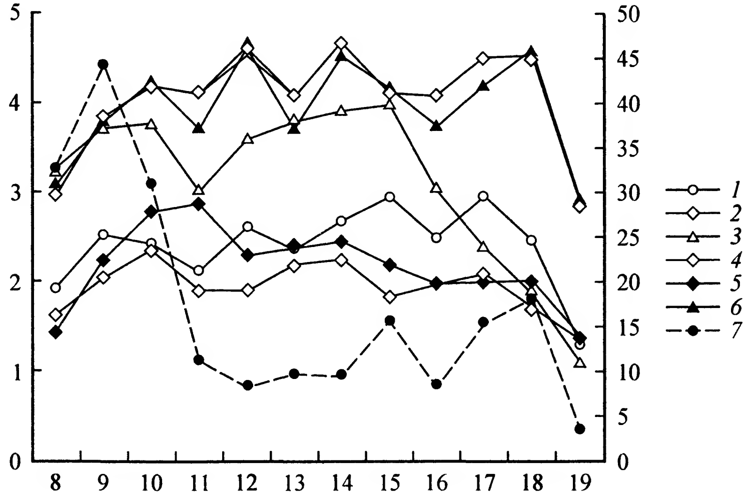


Рис. 9. Усредненные дневные ходы освещенности (7) и интенсивности транспирации видов остроосокового сообщества.

1 — *Alisma plantago-aquatica*, *2* — *Butomus umbellatus*, *3* — *Carex acuta*, *4* — *Lycopus europaeus*, *5* — *Sagittaria sagittifolia*, *6* — *Sparganium erectum*. По оси абсцисс — время суток, ч; по осям ординат: слева — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; справа — освещенность, $\times 10^3$ люкс.

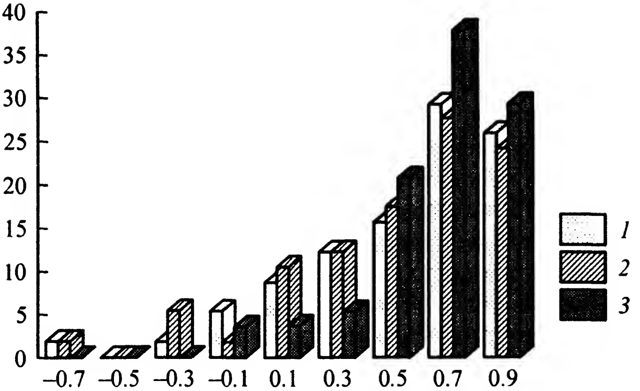


Рис. 10. Гистограмма распределения коэффициентов корреляции между дневными ритмами транспирации и факторами среды.

1 — температура воздуха, *2* — дефицит влажности воздуха, *3* — освещенность. По оси абсцисс — середины интервалов коэффициентов корреляции; по оси ординат — частота, % (от общего числа видов).

щенностью — у 67 %. Таким образом, у большинства растений транспирация в своей дневной динамике достаточно тесно связана с тем или иным фактором среды (только 8 видов демонстрируют отсутствие такой связи). Можно предположить, что сила такой связи влияет на положение акрофаз транспирации как синхронизирующий фактор. Оказалось, что чем сильнее корреляция интенсивности транспирации с температурой и дефицитом влажности воздуха, тем позже наступает дневной максимум транспирации (рис. 11, *а*, *б*). Влияние дневных ритмов освещенности на ритмы транспирации иное. При отрицательных фазовых сдвигах между этими ритмами (т. е. когда акрофазы транспирации наблюдались позже акрофаз освещенности в соответствии с выражением $\Delta\varphi = \varphi_{\text{фактор}} - \varphi_{\text{транспирация}}$) акрофазы транспирации наступали тем раньше (ближе к полудню), чем сильнее этот процесс был коррелирован с освещенностью (рис. 11, *в* — *2*). При положительных фазовых сдвигах между ритмами транспирации и освещенности акрофазы транспирации также стремились к полудню, но в этом случае процесс смещения акрофаз транспирации был менее определенным (рис. 11, *в* — *1*), чем в первом случае (рис. 11, *в* — *2*).

Таким образом, видно, что дневные ритмы факторов среды являются мощными синхронизирующими агентами для интенсивности транспирации. Причем действие их направлено в разные стороны. Температура и дефицит влажности воздуха смещают акрофазы транспирации на более поздние (от полудня) часы дня, а освещенность «подтягивает» их к полудню (рис. 11). Судя по всему, разные виды не одинаково реагируют на факторы среды. Для одних более сильным «синхронизатором» является температура (и/или дефицит влажности) воздуха, для других — освещенность.

Это можно отчетливо видеть на рисунке, где одновременно показано положение акрофаз транспирации и факторов среды для всех изученных видов растений (рис. 12). Акрофазы транспирации у большинства видов находятся в достаточно узком (примерно 3 ч) коридоре между акрофазами температуры воздуха и освещенности. По положению акрофаз транспирации видно, что для одних видов более мощным синхронизирующим агентом является температура воздуха, для других — освещенность, а некоторые виды занимают некоторое среднее положение, находясь под одинаково сильным влиянием как температуры воздуха, так и освещенности.

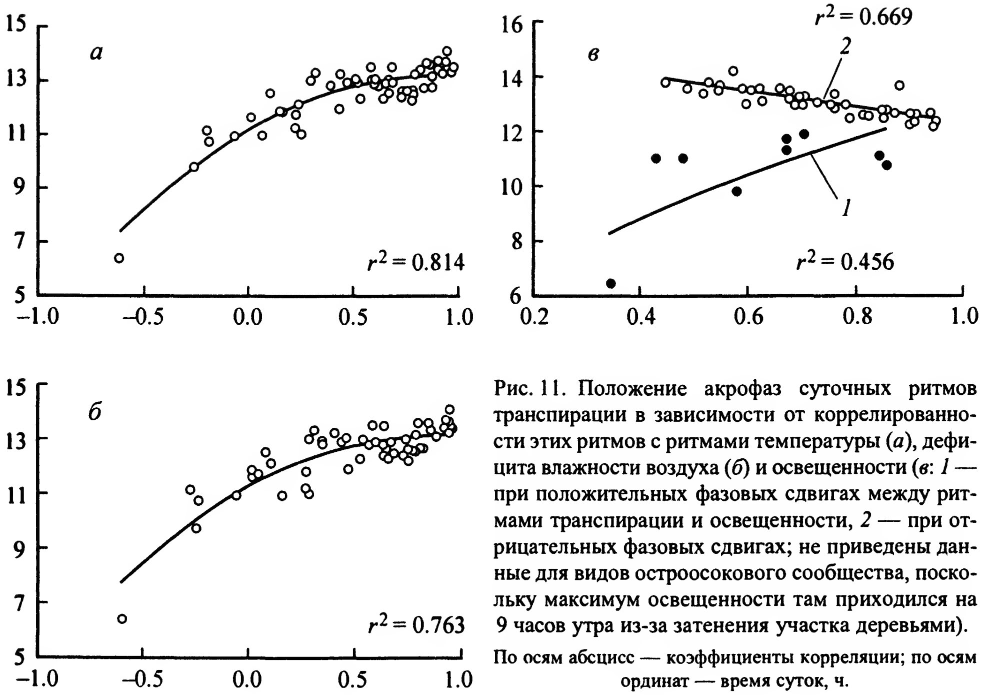


Рис. 11. Положение акрофаз суточных ритмов транспирации в зависимости от коррелированности этих ритмов с ритмами температуры (*а*), дефицита влажности воздуха (*б*) и освещенности (*в*: *1* — при положительных фазовых сдвигах между ритмами транспирации и освещенности, *2* — при отрицательных фазовых сдвигах; не приведены данные для видов остроосокового сообщества, поскольку максимум освещенности там приходился на 9 часов утра из-за затенения участка деревьями).

По осям абсцисс — коэффициенты корреляции; по осям ординат — время суток, ч.

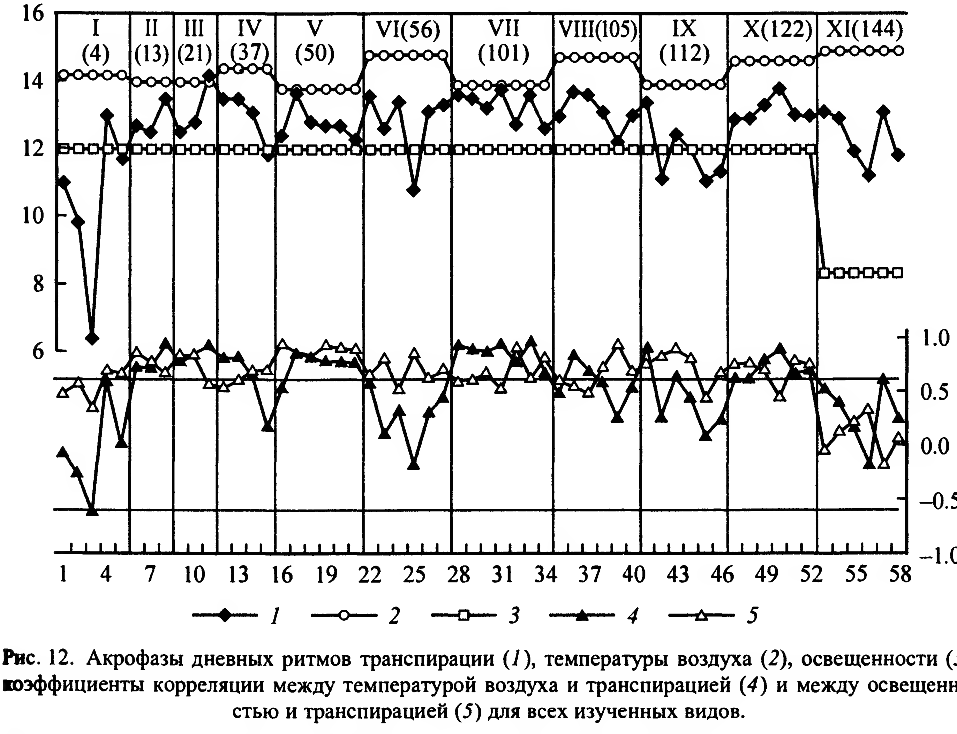


Рис. 12. Акрофазы дневных ритмов транспирации (*1*), температуры воздуха (*2*), освещенности (*3*), коэффициенты корреляции между температурой воздуха и транспирацией (*4*) и между освещенностью и транспирацией (*5*) для всех изученных видов.

Линии, параллельные оси абсцисс, заключают интервал, внутри которого коэффициенты корреляции статистически недостоверны. Соединительные линии между точками нанесены для лучшего обзора графика. Вертикальные линии разделяют участки, номера которых (табл. 1) показаны римскими цифрами. В скобках — средний за период наблюдений запас воды в верхнем 30-сантиметровом слое почвы (мм). По оси абсцисс — номера видов (табл. 3); по осям ординат: слева — время, ч; справа — коэффициенты корреляции.

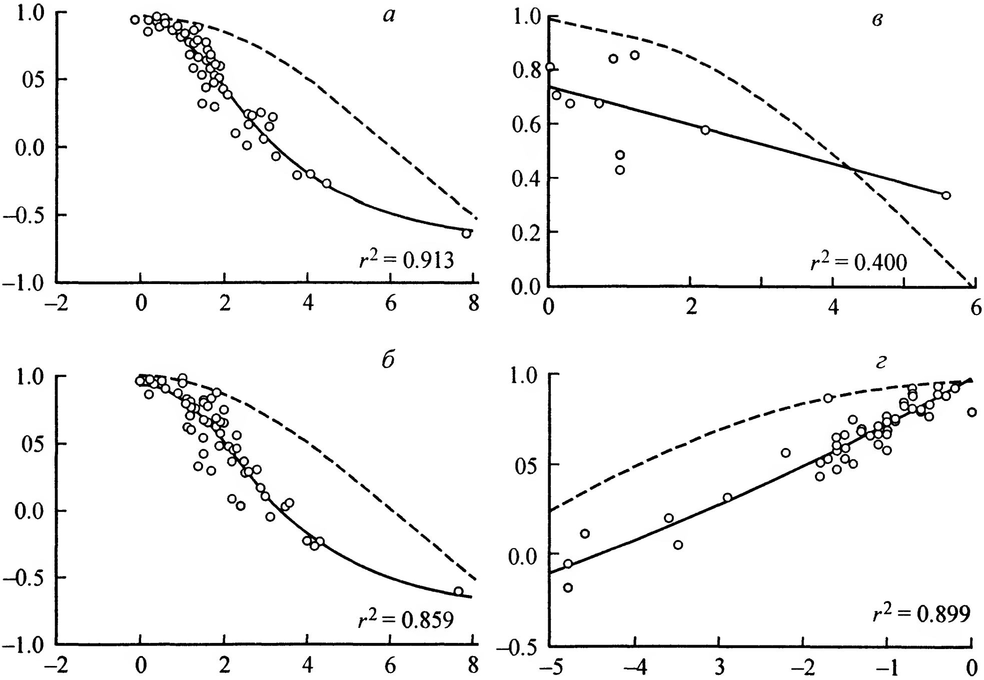


Рис. 13. Зависимость коррелированности дневных ритмов транспирации и факторов среды от фазовых сдвигов между соответствующими ритмами.

а — температура воздуха, *б* — дефицит влажности воздуха, *в* — освещенность, положительные фазовые сдвиги, *г* — освещенность, отрицательные фазовые сдвиги.

Пунктирными линиями показана корреляция между суточными синусоидами («теоретическая» кривая). По осям абсцисс — фазовые сдвиги, ч; по осям ординат — коэффициенты корреляции.

Несколько видов имеют акрофазы транспирации, наступающие раньше акрофаз факторов среды (рис. 12). Особенно сильно это проявляется в самом засушливом (во время проведения наблюдений) экотопе, в котором произрастало разнотравно-днепровскоковыльное сообщество. Выше было показано (рис. 1, *в*), что такое ранее наступление максимумов интенсивности транспирации связано с депрессией этого процесса на протяжении большей части дня. Поэтому можно предположить, что раннее наступление акрофаз транспирации (раньше акрофаз освещенности) является признаком недостаточно благоприятных условий произрастания, возникающих либо в результате плохого водоснабжения растений, либо из-за напряженных конкурентных отношений между видами сообщества.

Это явление было отмечено ранее другими исследователями. В. М. Свешникова (1979) пишет, что если растения находятся в неблагоприятных условиях водоснабжения, то активная транспирация приурочивается к утренним часам и дневной ход имеет вид одновершинной, резко ниспадающей кривой. При оптимальных условиях водообеспеченности максимальная интенсивность транспирации приходится на полуденные часы (Свешникова, 1979 : 95, 100). Но более точная формулировка вопроса, на наш взгляд, сводится к тому, что из-за неблагоприятных условий водоснабжения (вызванных теми или иными причинами) растения не способны синхронизировать свои ритмы с ритмами факторов среды. Степень напряженности условий произрастания отражается, судя по всему, и на степени такой десинхронизации.

Коэффициенты корреляции между интенсивностью транспирации, с одной стороны, и температурой воздуха и освещенностью — с другой, находятся в явном соответствии с положением акрофаз транспирации относительно акрофаз этих факторов среды (рис. 12). Это связано с тем, что эти коэффициенты корреляции отражают не что иное, как фазовые сдвиги между ритмами транспирации и факторов среды. Чем меньше такие сдвиги, тем выше соответствующие коэффициенты корреляции (рис. 13). У полностью синхронных и синфазных процессов такие коэффициенты приближаются к единице. У синхронных, но находящихся в противофазе процессов коэффициенты корреляции приближаются к –1. Поэтому, в частности, мы считаем, что показанные на рис. 11 зависимости отражают синхронизирующее влияние факторов среды на процесс транспирации.

Ультрадианные ритмы транспирации

Ультрадианные ритмы (т. е. ритмы с периодом меньше 20 ч; как синоним этого термина мы будем использовать слово «часовые» ритмы) транспирации были обнаружены у 33 из 58 изученных видов (рис. 14). Преобладали 2 группы ритмов: с периодами 2—4 (у 14 видов) и 6—8 ч (у 12 видов). У сравнительно небольшого числа растений встречались ритмы с периодами 4—6 и 8—10 ч. Ритмы с периодами 6—10 ч (рис. 14, *в*, *г*) можно рассматривать как проявления «дневной депрессии» транспирации, однако, судя по нашим данным, эта депрессия никогда не была

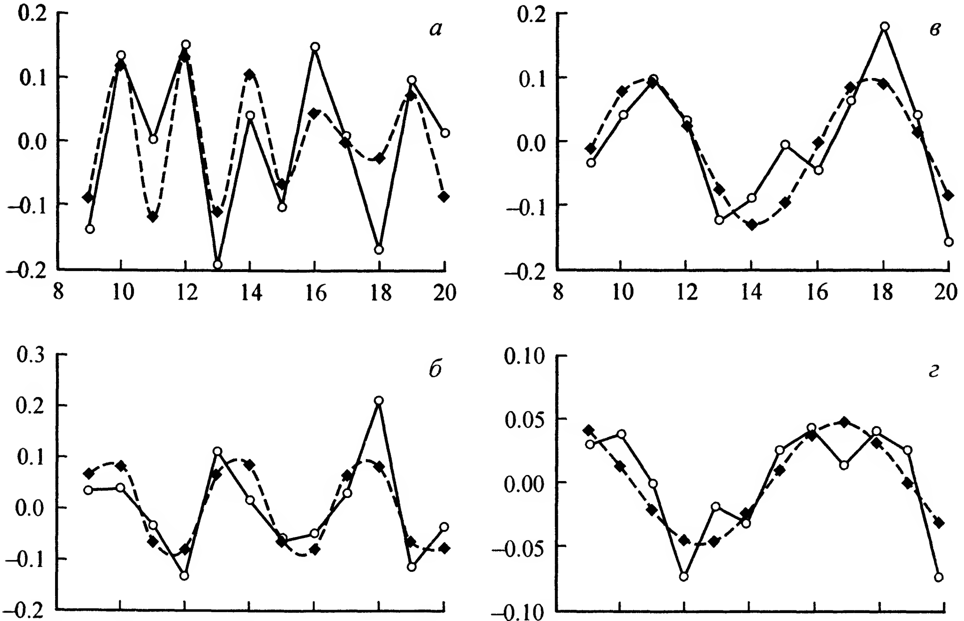


Рис. 14. Примеры часовых ритмов с разными периодами и соответствующих расчетных синусоид (пунктирные кривые).

Ритмы рассчитаны в отклонениях от суточных трендов (т. е. суточные тренды удалены). Периоды ритмов, ч: *а* — 2.2 (*Thalictrum simplex*, осоково-разнотравно-злаковое сообщество), *б* — 4 (*Hemerocallis minor*, злаково-богаторазнотравное сообщество), *в* — 6.9 (*Carex lithophila*, злаково-осоковое сообщество), *г* — 8.6 (*Leymus chinensis*, твердоосочково-змеевковое сообщество). По осям абсцисс — время суток, ч; по осям ординат — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух\ массы} \cdot ч^{-1}$.

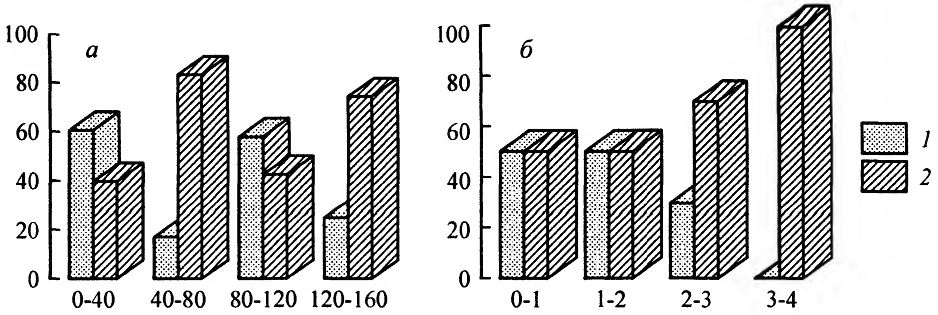


Рис. 15. Наличие или отсутствие ультрадианных ритмов транспирации в различных диапазонах влажности почвы (*а*) и интенсивности транспирации (*б*).

1 — ритмов нет, *2* — ритмы есть. По осям абсцисс: *а* — диапазоны запасов воды в почве, мм; *б* — диапазоны интенсивности транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; по осям ординат — частота, % (от общего числа видов с ультрадианными периодами в каждом из диапазонов влажности почвы или транспирации).

столь глубокой, чтобы говорить о существенном подавлении данного процесса в полуденное (или близкое к нему) время (рис. 2, *в*). Подавление транспирации в течение дня (вызванное неблагоприятными условиями произрастания) лучше всего проявляется у растений с суточными ритмами транспирации, акрофазы которых приходятся на ранние утренние (до полудня) часы.

Не удалось выяснить причины появления этих ритмов. Они достаточно бессистемно появлялись у видов в разных частях градиента влажности почвы (рис. 15, *а*). То же справедливо и для градиентов температуры и влажности воздуха. Если первоначально мы предполагали, что причиной возникновения часовых ритмов являются неблагоприятные условия произрастания, то эти факты заставили отказаться от такой постановки вопроса. Эти факты заставляют нас предположить, что ультрадианные ритмы транспирации не могут являться признаком недостаточной водообеспеченности растений, как может показаться на первый взгляд.

Вместе с тем можно отметить, что вероятность обнаружения часовых ритмов увеличивается по мере увеличения у растений интенсивности транспирации (рис. 15, *б*). У всех видов с очень высокой в среднем интенсивностью транспирации (3—4 $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$) легко обнаруживаются ультрадианные ритмы. По мере

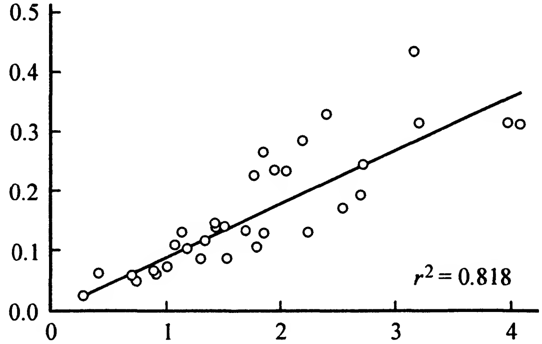


Рис. 16. Зависимость амплитуды ультрадианных ритмов от средневидовых величин интенсивности транспирации.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$; по оси ординат — амплитуда ультрадианных ритмов интенсивности транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$.

снижения средневидовой интенсивности транспирации число видов с наличием и отсутствием часовых ритмов постепенно выравнивается (рис. 15, *б*).

Амплитуда ультрадианных ритмов транспирации может изменяться в широких пределах: от 0.025 до 0.44 $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.\ массы} \cdot ч^{-1}$ (рис. 16). Она зависит в очень высокой степени ($r^2 = 0.818$) от средней для каждого вида величины интенсивности транспирации. Тот факт, что мы смогли обнаружить ультрадианные ритмы с очень маленькой амплитудой, свидетельствует о высокой степени синхронности и синфазности этих ритмов в каждый день наблюдений. Если бы часовые ритмы смещались относительно друг друга в течение сезона вегетации больше, чем на четверть фазы, то доверительные эллипсы засвидетельствовали бы отсутствие ритма. Появление таких устойчивых ритмов с небольшими периодами может быть обусловлено внутренними причинами, но не синхронизирующим воздействием факторов среды.

Обсуждение

Ритмы транспирации, свойства которых были рассмотрены выше, судя по всему, являются одним из частных проявлений биологических (циркадных) часов. Они выявлены у большинства живущих групп организмов, достаточно хорошо изучены у животных и человека (Ishida et al., 1999; Roenneberg, Merrow, 2003; Schultz, Kay, 2003, и др.). Большое число обзоров и экспериментальных исследований посвящено циркадным ритмам растений (Millar, 1998, 1999; Somers, 1999; Lin, 2000; Lüttge, 2000; Murtas, Millar, 2000; McClung, 2001; Rascher et al., 2001; Poething, 2003; Webb, 2003, и др.). В ряде работ строятся модели циркадных ритмов на основе их генетического контроля и/или описания молекулярных осцилляторов (Ruoff, Rensing, 1996; Shinbrot, Scarbrough, 1999; Lema et al., 2000). Предпринимаются попытки создания новой категории моделей динамики популяций, в которой комбинируются уравнения Лотки-Вольтерра и уравнения биологических осцилляторов (Daido, 2002). Последнее обстоятельство подчеркивает значимость предположения о том, что циркадные часы, прогнозируя изменения среды и координируя физиологические процессы, увеличивают приспособленность растений, их выживаемость и в конечном итоге репродуктивный успех (Webb, 2003).

Циркадные часы являются сигнальной системой, связывающей изменения среды и физиологические процессы организма (Somers, 1999). Одним из основных периодических факторов среды, настраивающих эту систему, является свет. Энергия света непосредственно контролирует реакцию (движения) устьиц путем воздействия на рецепторные системы в их замыкающих клетках (Kaiser, Kappen, 1997). Таким образом, потери воды растением, связанные с движением устьиц, неизбежно должны иметь суточную периодичность. Существует предположение, что циркадный контроль движения устьиц увеличивает эффективность использования воды (отношение ассимиляции к испарению) растениями (Webb, 2003). У C_3 растений циркадные часы стимулируют открытие устьиц утром, в течение ранней части фотопериода, когда освещенность высока, а температура воздуха еще не достигла своего максимума. В послеполуденное время, когда можно ожидать высокую температуру воздуха и высокие потери воды из-за транспирации, циркадные часы активизируют закрытие устьиц (имеется в виду не лавинообразный, а постепенный, медленный процесс). Это приведет к увеличению фотосинтеза при ограничении транспирации и, следовательно, к увеличению эффективности использования воды.

Комплексное воздействие освещенности и температуры воздуха на ритмы транспирации хорошо видно на рис. 11 и 13. Акрофазы суточных ритмов транспирации сдвигаются под воздействием ритмов температуры воздуха и освещенности («затягиваются» этими факторами среды). Причем их действие имеет противоположное направление: освещенность сдвигает ритмы транспирации ближе к полудню (рис. 11, *а*), а температура воздуха — к более позднему времени (рис. 11, *в*). Можно предположить вслед за A. A. R. Webb (2003), что освещенность оказывает стимулирующее влияние на ритмы транспирации в первую половину дня, а температура воздуха — угнетающее после полудня.

Можно показать, что разные виды по-разному реагируют на комплексное воздействие факторов среды. Ритмы транспирации некоторых видов (причем часто в одних и тех же экопотах) в большей степени «затягиваются» ритмами температуры воздуха (их акрофазы почти совпадают с акрофазами температуры), тогда как ритмы других растений преимущественно следуют за ритмами освещенности (рис. 12). Это, как можно предположить, является отражением специфических особенностей временной организации функционирования, характерных для разных видов растений.

Подавляющее большинство изученных растений поддерживает акрофазы ритмов транспирации в очень узком диапазоне значений — всего 2—3 ч (рис. 12), почти точно между акрофазами ритмов температуры воздуха и освещенности. Это может свидетельствовать как о высокой эффективности синхронизации факторами среды ритмов транспирации, так и эндогенности этих ритмов, развившихся и поддерживающихся в течение длительного периода эволюции растений.

У некоторых видов акрофазы ритмов транспирации наблюдались раньше акрофаз освещенности (рис. 12). Это может свидетельствовать, как уже было выше отмечено, о неблагоприятных (по тем или иным причинам) для этих растений условиях произрастания. В этом случае растения не могут нормально реализовать ритмы транспирации, а синхронизация этих ритмов с ритмами освещенности явно затруднена (рис. 11, *в* — 1, рис. 13, *в*). Таким образом, понятно, что неблагоприятные условия произрастания оказывают отрицательное влияние не только на интенсивность функционирования, но и на его временну́ю организацию.

Высокочастотные (ультрадианные) ритмы транспирации чаще наблюдаются у растений с наиболее высокими значениями скорости испарения воды с поверхности листьев (рис. 15). A priori мы предполагали, что появление высокочастотных ритмов является отражением ухудшения экологической обстановки для растений. Однако факты заставляют сделать прямо противоположный вывод — высокочастотные ритмы являются реализацией нормального функционирования и при ухудшении условий произрастания не проявляются. Судя по всему, эти ритмы также являются эндогенным процессом и подавляются низкой влажностью почвы и/или высокой температурой воздуха.

Выводы

Подводя итоги изложению, отметим установленные факты.

1. Показана возможность выявления суточных и ультрадианных ритмов транспирации с помощью программы «Cosinor 2.4» (http://excelstat.newmail.ru). Продемонстрированы характерные формы кривых, свойственные большинству изученных видов.

2. На градиентах температуры и влажности воздуха обнаружено, что в условиях самых высоких значений температуры и дефицита влажности воздуха преоблада-

ют виды, у которых отсутствуют суточные ритмы транспирации. И наоборот, в наиболее мягких условиях произрастания чаще всего встречаются виды с суточной периодичностью.

3. У подавляющего большинства видов (71 %) максимальные значения интенсивности транспирации наблюдаются между 12 и 15 ч. У значительно меньшего количества растений (27 %) максимальная транспирация приходится на более ранние часы — между 10.5 и 12.5.

4. Акрофазы транспирации не смещаются под воздействием абсолютных величин условий почвенного водоснабжения или других факторов среды. Положение акрофаз транспирации не связано и с состоянием водного обмена растений. Однако сам процесс транспирации достаточно тесно связан с тем или иным фактором среды. Чем сильнее корреляция интенсивности транспирации с температурой и дефицитом влажности воздуха, тем позже наступает дневной максимум транспирации. Усиление коррелированности процесса транспирации с освещенностью смещает акрофазы испарения воды к полудню.

5. Акрофазы транспирации у большинства видов находятся в достаточно узком (примерно 3 ч) коридоре между акрофазами температуры воздуха и освещенности. По положению акрофаз транспирации видно, что для одних видов более мощным синхронизирующим агентом является температура воздуха, для других — освещенность, а некоторые виды занимают некоторое среднее положение, находясь под одинаково сильным влиянием как температуры воздуха, так и освещенности.

6. Раннее наступление акрофаз транспирации (раньше акрофаз освещенности) является признаком недостаточно благоприятных условий произрастания, возникающих либо в результате плохого водоснабжения растений, либо из-за напряженных конкурентных отношений между видами сообщества.

7. Ультрадианные ритмы транспирации были обнаружены у 33 из 58 изученных видов. Преобладали 2 группы ритмов: с периодами 2—4 (у 14 видов) и 6—8 ч (у 12 видов). У сравнительно небольшого числа растений встречались ритмы с периодами 4—6 и 8—10 ч. Не удалось выяснить причины появления этих ритмов. Они достаточно бессистемно появлялись у видов в разных частях градиентов факторов среды. Предположено, что высокочастотные ритмы являются реализацией нормального функционирования и при ухудшении условий произрастания не проявляются.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. В. Гамалею, Н. Н. Слемневу и Н. С. Мамушиной за консультации, обсуждение и критические замечания, Е. С. Нескрябиной за определение видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л., 1976. 198 с.

Багриновский К. А., Багинская Н. В., Баженова А. Ф. Математический анализ циркадных систем организма на основании процедуры «Косинор» // Кибернетические подходы к биологии. Новосибирск, 1973. С. 196—209.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 154 с.

Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 5—113.

Горшкова А. А., Яблокова Л. П., Назын-Оол О. А. Основные черты водного режима степных растений Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 140—154.

Емельянов И. П. Формы колебаний в биоритмологии. Новосибирск, 1976. 128 с.

Емельянов И. П. Структура биологических ритмов человека в процессе адаптации. Статистический анализ и моделирование. Новосибирск, 1986. 182 с.

Кайбияйнен Л. К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984. С. 53—65.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей. Л., 1979. 192 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. I. Интенсивность транспирации // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 46—68.

Bingham C., Arbogast B., Cornelissen G. G., Lee J. K., Halberg F. Inferential statistical methods for estimating and comparing cosinor parameters // Chronobiologia. 1982. Vol. 9. N 4. P. 397—439.

Daido H. Population dynamics of clock-controlled biological species: models and why circadian rhythms are circadian // J. Theor. Biol. 2002. Vol. 217. N 4. P. 425—442.

Halberg F. Chronobiology // Ann. Rev. Physiol. 1969. Vol. 31. P. 675—725.

Ishida N., Kaneko M., Allada R. Biological clocks // PNAS. 1999. Vol. 969. Issue 16. P. 8819—8820.

Kaiser H., Kappen L. In situ observations of stomatal movements in different light-dark regimes: the influence of endogenous rhythmicity and long-term adjustments // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48. N 313. P. 1583—1589.

Lema M. A., Golombek D. A., Echave J. Delay model of the circadian pacemaker // J. Theor. Biol. 2000. Vol. 204. N 4. P. 565—573.

Lin C. Photoreceptors and regulation of flowering time // Plant Phys. 2000. Vol. 123. N 1. P. 39—50.

Lüttge U. Yhe tonoplast functioning as the master switch for circadian regulation of crassulacean acid metabolism // Planta. 2000. Vol. 211. Issue 6. P. 761—769.

McClung C. R. Circadian rhythms in plants // Ann. Rev. Plant Phys. 2001. Vol. 52. P. 139—162.

Millar A. J. Molecular intrigue between phototransduction and the circadian clock // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 5. P. 581—587.

Millar A. J. Biological clocks in *Arabidopsis thaliana* // New Phyt. 1999. Vol. 141. Issue 2. P. 175—197.

Murtas G., Millar A. J. How plants tell the time // Current Opinion in Plant Biology. 2000. Vol. 3. N 1. P. 43—46.

Nelson W., Tong Y. L., Lee J. K., Halberg F. Methods for cosinor-rhythmometry // Chronobiologia. 1979. Vol. 6. N 4. P. 305—323.

Poething R. S. Phase change and the regulation of development timing in plants // Science. 2003. Vol. 301. N 5631. P. 334—336.

Rascher U., Hütt M.-T., Siebke K., Osmond B., Beck F., Lüttge U. Spatiotemporal variation of metabolism in a plant circadian rhythm: The biological clock as an assembly of coupled individual oscillators // PNAS. 2001. Vol. 98. N 20. P. 11 804—11 805.

Roenneberg N., Merrow M. The network of time: understanding the molecular circadian system // Current Biology. 2003. Vol. 13. N 5. P. R198—R207.

Ruoff P., Rensing L. The temperature-compensated Goodwin model simulates many circadian clock properties // J. Theor. Biol. 1996. Vol. 179. N 4. P. 275—285.

Schultz T. F., Kay S. A. Circadian clocks in daily and seasonal control of development // Science. 2003. Vol. 301. N 5631. P. 326—328.

Shinbrot T., Scarbrough K. Using variability to regulate long term biological rhythms // J. Theor. Biol. 1999. Vol. 196. N 4. P. 455—471.

Somers D. The physiology and molecular bases of the plant circadian clock // Plant Phys. 1999. Vol. 121. N 1. P. 9—19.

Webb A. A. R. The physiology of circadian rhythms in plants // New Phyt. 2003. Vol. 160. Issue 2. P. 281—303.

SUMMARY

The analysis of diurnal transpiration dynamics of 49 herbaceous plant species from 11 communities, growing on a wide soil moisture gradient, was carried out. The possibility is shown to reveal the diurnal and ultradian transpiration rhythms by means of the program «Cosinor 2.4» (http://excelstat.newmail.ru). The characteristic curves peculiar to the most of studied species are shown. It is found on gradients of the temperature and the atmospheric humidity, that species without diurnal rhythms of transpiration predominate under the highest temperature and deficient humidity. On the contrary, un-

der the mildest environmental conditions, species with diurnal periodicity are most frequent. The great majority of the species (71 %) show the maximal values of transpiration rate between 12 and 15 o'clock. At far less number of the plants (27 %) the maximal transpiration falls on earlier hours, between 10.5 and 12.5 o'clock. Acrophases of transpiration are not displaced by action of absolute values of conditions of soil water supply or other ecological factors. The position of transpiration acrophases is not correlated with a condition of plant water metabolism. However, the transpiration process itself is closely related to some ecological factor or other. The stronger correlation is between transpiration rate and the temperature and atmospheric humidity, the later daily maximum of transpiration comes. Stronger correlation of the transpiration with illumination displaces the evaporation acrophases to the noon. Transpiration acrophases in the most species lay in the narrow enough (about 3 h) limits between the acrophases of air temperature and illumination. Positions of the transpiration acrophases show, that for some species the air temperature plays as a more powerful synchronizing agent, for others — illumination intensity, and some species take an intermediate position, being under equal influence of both temperature and illumination. Early approach of transpiration acrophases (before illumination acrophases) is an evidence of unfavourable habitat conditions, resulted from either bad water supply, or from intense interspecific competition. Ultradian transpiration rhythms were found in 33 of 58 studied species. Two groups of the rhythms prevailed: with the periods 2—4 h (14 species) and 6—8 h (12 species). Quite small number of plants had rhythm periods 4—6 and 8—10 h. We could not find out causes of appearance of these rhythms. They irregularly appeared in species in different part of gradients of ecological factors. The high-frequency rhythms were assumed to be a realization of normal functioning, and do not manifest under deterioration of environmental conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 633.933

© Н. Л. Колясникова

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ *ATSRAGALUS* (*FABACEAE*)

N. L. KOLYASNIKOVA. THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF SOME PERENNIAL SPECIES OF *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*)

Пермский государственный университет
614990 Пермь, ул. Букирева, 15
Факс (3422) 33-39-83
E-mail: kolyasnikova@list.ru
Поступила 20.03.2003
Окончательный вариант получен 19.11.2003

Изучена репродуктивная биология 4 многолетних видов рода *Astragalus*. Выявлено их эмбриологическое сходство (по развитию и строению пыльцевых зерен и зародышевых мешков, зародыша и эндосперма). У *A. permiensis* и *A. kungurensis* обнаружены в большом количестве нарушения в строении зародышевого мешка. Исследованные виды характеризуются видовой специфичностью по количеству соцветий на побег, числу цветков в соцветии и семязачатков в завязи, по динамике распускания цветков, потенциальной и реальной семенной продуктивности.

Ключевые слова: *Astragalus*, репродуктивная биология, эндемики.

Целью нашего исследования явилось изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии 4 встречающихся в Пермской обл. видов *Astragalus*, 2 из которых — *A. kungurensis* Boriss. и *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. являются эндемиками Урала.

Уральские эндемичные астрагалы приспособились к существованию на каменистых, чаще известняковых, обнажениях, при ослабленной конкуренции со стороны других видов. Такие эндемики составляют наиболее уязвимую часть местной флоры. Изменение или нарушение их местообитаний приводит к сокращению численности и к гибели вида (Горчаковский, Щурова, 1982).

Astragalus kungurensis Boriss. (астрагал кургурский) — узколокальный эндемик Предуралья, внесенный в Красные книги СССР (1984), РСФСР (1988), Среднего Урала (1996) и находящийся под угрозой исчезновения. Неблагоприятная экологическая обстановка, сложившаяся в местах произрастания этого вида, приводит к снижению его численности. Если в 1978 г. в популяции насчитывалось около 500 особей (Белковская, 1978), то к 1983 г. численность упала до 300 (Горчаковский, Зуева, 1984), а в 1992 г. мы насчитывали около 50 цветущих особей.

Astragalus permiensis C. A. Mey. ex Rupr. (астрагал пермский) — эндемик Среднего и Северного Урала (Красная..., 1996). Произрастает на отвесных скалах, численность локальных популяций не превышает 250—500 особей (Горчаковский, Зуева, 1984).

Редкие и исчезающие виды нуждаются в тщательном изучении их экологии и репродуктивной биологии. В литературе существуют отрывочные сведения по развитию мужского и женского гаметофитов астрагала болотного, сладколистного и альпийского (Маркова, 1947; Crété, 1951), астрагала ложносладколистного и нутового (Гамбарова, 1978), астрагала однолисточкового (Конычева, 1965).

Численность локальных популяций этих редких видов крайне мала. Это исключает фиксацию растений и их генеративных органов в объеме репрезентативной выборки. Поэтому для получения более полной картины по роду *Astragalus* и для сравнительного изучения были выбраны дополнительно *A. onobrychis* L. и *A. danicus* Retz. Эти 2 вида также обитают на известняковых обнажениях, степных склонах, суходольных и остепненных лугах. Встречаются в Пермской обл. довольно часто, особенно *A. danicus*, не нуждаются в охране (Овеснов, 1997).

Материал и методика

Изучено 4 многолетних вида астрагала: *Astragalus danicus*, *A. onobrychis*, *A. kungurensis*, *A. permiensis*.

Сбор материала проведен в 1992—1996 гг. из дикорастущих популяций в Кишертском (на территории учебно-научной базы «Предуралье»), Кунгурском (на горе Подкаменная, правобережье р. Сылвы) и Красновишерском (на камне Говорливом, левобережье р. Вишеры) районах Пермской обл.

Микро- и мегаспорогенез, развитие мужского и женского гаметофитов, эмбрио- и эндоспермогенез изучали на фиксированном материале (бутоны и цветки на разных стадиях развития). Обработка материала велась по общепринятой методике (Паушева, 1980). Фиксатор — спирт : уксусная кислота (3 : 1). Парафиновые срезы толщиной 12—15 мкм окрашивались гематоксилином по Гейденгайну.

Фертильность пыльцевых зерен исследовали на временных препаратах, окрашенных ацетокармином. Фертильность семязачатков изучали методом люминесцентной микроскопии (Орел и др., 1985). Временные препараты готовили под бинокулярным микроскопом МБС-9 (увеличение 8 × 2), изучали с помощью микроскопа MS-5B с люминесцентным осветителем ОИ-18А.

520 постоянных и 600 временных препаратов изучали под микроскопами MS-5B и «Eduval», рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-7.

Наблюдения за суточным ходом распускания цветков проводили по методике А. Н. Пономарева (1960). Подсчеты распустившихся цветков проводили через каждые 2 ч. Одновременно измерялись температура и относительная влажность воздуха.

Репродуктивный успех на уровне жизни особей связан с плодовитостью растений. Мерой репродуктивного успеха являются общее число производимых семян, соотношение числа плодов и цветков или числа семян и семязачатков (Злобин, 2000). Изучение потенциальной и реальной семенной продуктивности (ПСП и РСП) велось на один генеративный побег (Вайнагий, 1974).

Результаты исследований

Суточная ритмика цветения. Дневной ход распускания цветков астрагалов характеризуется одновершинной кривой с максимумом от 14 до 19 ч у разных видов. У растений одного вида пик распускания цветков в разные дни наблюдений, близких по температуре, совпадает. У разных видов в течение одного дня максимум распускания приходится на разное время. Так, 26.06.1993 г. на территории научно-учебной базы «Предуралье» в сухой теплый день с максимальной температурой воздуха 23 °С пик распускания цветков *A. onobrychis* был в 17 ч, а у *A. dani-*

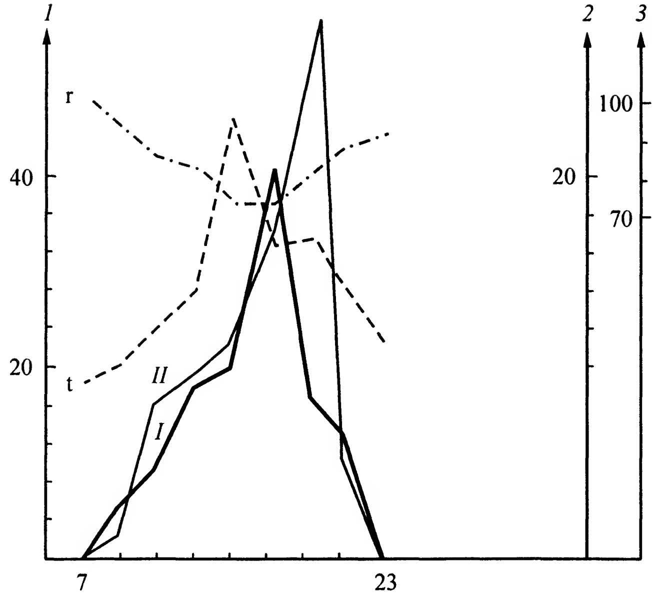


Рис. 1. Дневной ход распускания цветков *Astragalus onobrychis* (*I*) и *A. danicus* (*II*).
По оси ординат — число цветков (*1*); температура воздуха, °С (*2*); относительная влажность воздуха, % (*3*).
По оси абсцисс — время суток, ч.

cus на 2 ч позднее — в 19 ч (рис. 1). Для *A. kungurensis* Т. П. Белковская (1978) отмечает время максимального раскрывания цветков в 14 ч.

Существует, по-видимому, видовая специфичность в распускании цветков. Но наиболее значимыми условиями, контролирующими интенсивность распускания цветков астрагалов, следует считать температуру и относительную влажность воздуха. Это подтверждает двухфакторный дисперсионный анализ по В. М. Шмидту (1984); влияние видовых особенностей высоко достоверно (Р = 0.999), но доля влияния этого фактора невелика и составляет от 1 до 3 %. Температура и относительная влажность воздуха определяют распускание цветков на 80—85 %.

Многолетние виды рода *Astragalus* — энтомофильные растения. В Троицком заповеднике (Челябинская обл.) ведущими опылителями *A. onobrychis* являются *Bombus helferanus* Seidl., *B. laesus* F. Mor., *B. paradoxus* F. Mor., *B. distiguendus* F. Mor., *B. scythes* Scor. (Пономарев и др., 1978), в Кунгурском р-не (Пермская обл.) среди опылителей *A. kungurensis* отмечены *Bombus agrorum*, *B. subterraneus latreilleus*, *Vespula silvestris* (Белковская, 1978).

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита. Стенка гнезда пыльника астрагала развивается по типу двудольных. В бутонах 1-й стадии развития (Белковская, 1978), когда венчик полностью скрыт в чашечке, стенка пыльника включает 4 слоя — эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум; у *A. danicus* мы наблюдали 2 средних слоя. По литературным данным (Гамбарова, 1986), у астрагала нутового и ложносладколистного стенка пыльника может содержать 2—3 средних слоя. На стадии лептотены в микроспороцитах клетки среднего слоя сминаются. Тапетум секреторного типа представлен одноядерными клетками. Дегенерация тапетума совпадает со стадией тетрад микроспор. Стенка зрелого пыльника состоит из 2 слоев.

Спорогенные клетки располагаются в 2—3 слоя. Образование тетрад микроспор происходит симультанно. Расположение их в тетрадах тетраэдрическое. Зре-

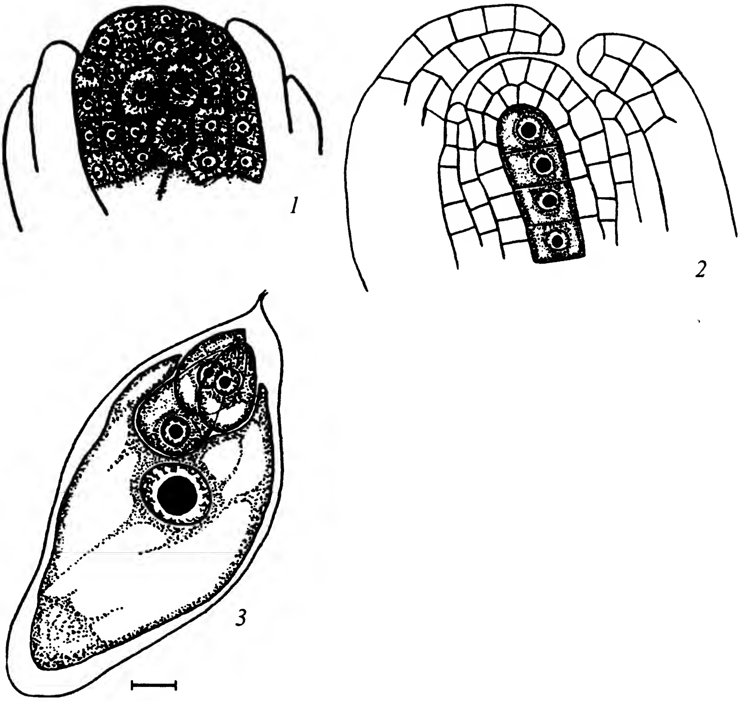


Рис. 2. Мегаспорогенез и строение зародышевого мешка.

1 — археспориальные клетки *Astragalus danicus*; *2* — тетрада мегаспор *A. permiensis*; *3* — зрелый зародышевый мешок *A. permiensis*. Масштабная линейка — 0.01 мм.

лая пыльца 2-клеточная, округло-овальная, трехбороздно-поровая. Ядро вегетативной клетки крупное, шаровидное, генеративная клетка линзовидной формы.

Все виды характеризуются высокой фертильностью пыльцы; процент фертильности варьировал от 62.2 до 95.1. Нарушений практически нет.

Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита. Семязачатки у астрагалов кампилотропные, крассинуцеллятные, двупокровные. В нуцеллусе закладывается 2—5 археспориальных клеток, которые, делясь, образуют мегаспороциты и 2 слоя париетальных клеток (рис. 2, *1*). В мейоз вступает 1 мегаспороцит. Мы наблюдали лишь по одной линейной тетраде мегаспор в семязачатках всех исследованных видов. На стадии тетрад мегаспор у *A. danicus* и *A. onobrychis* интегументы едва достигают до середины нуцеллуса, а у *A. permiensis* и *A. kungurensis* наружный интегумент, опережая в развитии внутренний, почти сомкнут (рис. 2, *2*).

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Антиподы эфемерны, быстро дегенерируют. Готовый к оплодотворению зрелый зародышевый мешок 4-клеточный. Полярные ядра сливаются до оплодотворения (рис. 2, *3*).

Следует отметить асинхронность в развитии зародышевых мешков у *A. permiensis* и *A. kungurensis*; в семязачатках, занимающих центральное положение в завязи, наблюдались 8-ядерные зародышевые мешки, тогда как в крайних семязачатках — лишь 2—4-ядерные.

У всех исследованных видов обнаружены стерильные семязачатки, выявляющиеся методом люминесцентной микроскопии. Число их невелико, не превышало 13 % от числа закладывающихся семязачатков. Фертильность семязачатков достаточно высока: у *A. onobrychis* — 96.1, у *A. danicus* — 98.5 %.

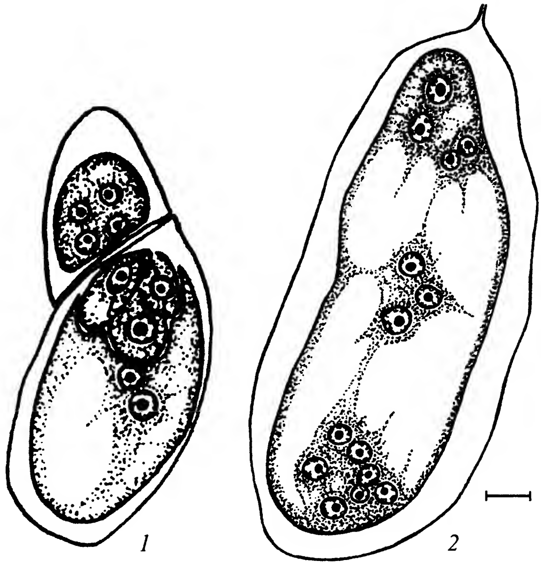


Рис. 3. Нарушения в строении зародышевого мешка.
1 — *Astragalus permiensis*; *2* — *A. kungurensis*. Масштабная линейка — 0.01 мм.

У *A. permiensis* и *A. kungurensis* выявлены в большом количестве такие нарушения, как 2 недифференцированных зародышевых мешка в семязачатке, аномалии числа и поляризации ядер (рис. 3, *1*, *2*). У *A. danicus* и *A. onobrychis* таких нарушений не выявлено, хотя было проанализировано гораздо больше препаратов.

Двойное оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, иногда разрушаются обе синергиды. Первичное ядро эндосперма вступает в деление раньше деления зи-

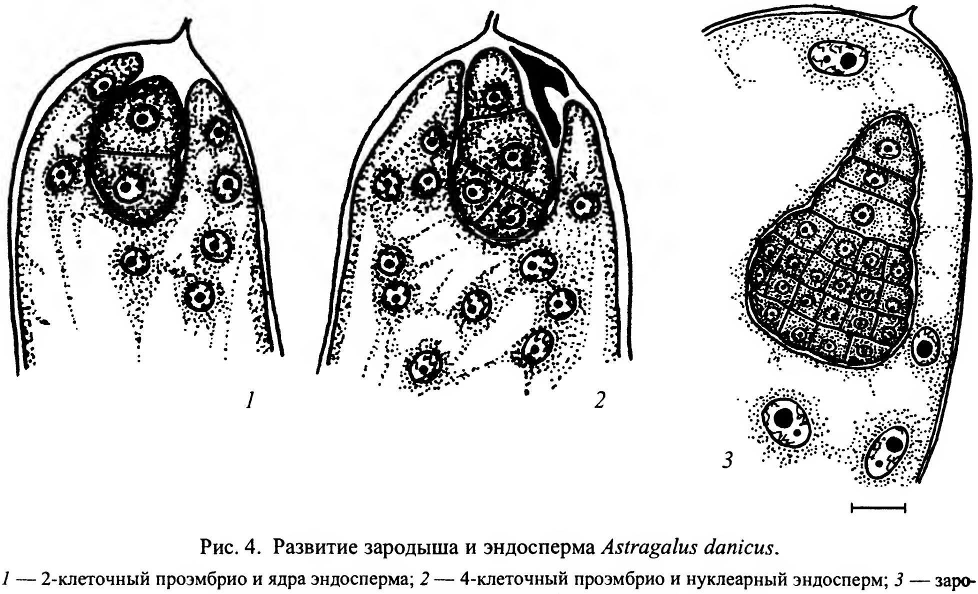


Рис. 4. Развитие зародыша и эндосперма *Astragalus danicus*.
1 — 2-клеточный проэмбрио и ядра эндосперма; *2* — 4-клеточный проэмбрио и нуклеарный эндосперм; *3* — зародыш и нуклеарный эндосперм. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Потенциальная и реальная семенная продуктивность астрагалов

Виды	*A. danicus*		*A. onobrychis*	
Годы	1992	1993	1992	1993
Число соцветий на побег, M ± m	1.03 ± 0.20	1.05 ± 0.14	2.57 ± 0.59	3.47 ± 0.27
Число цветков на соцветие, M ± m	11.3 ± 1.21	10.9 ± 0.83	21.99 ± 0.80	18.6 ± 0.84
Число семязачатков на цветок, M ± m	17.80 ± 0.10	18.42 ± 0.16	12.85 ± 0.19	12.75 ± 0.32
Число бобов, M ± m	6.8 ± 0.94	7.1 ± 1.68	16.0 ± 0.85	11.6 ± 0.82
Число семян на боб, M ± m	8.7 ± 1.63	9.12 ± 0.35	6.03 ± 0.26	6.80 ± 0.33
ПСП	207.17	210.81	977.07	822.91
РСП	60.93	67.99	265.32	273.71
Пс, %	48.88	49.51	47.31	53.3
Ппр, %	29.41	32.25	34.14	33.26

Примечание. ПСП — потенциальная семенная продуктивность на генеративный побег, РСП — реальная семенная продуктивность, Пс — процент семенификации, Ппр — процент продуктивности.

готы. Эндосперм нуклеарного типа, клеткообразование мы наблюдали на стадии сердечковидного зародыша.

Первое деление зиготы наступает после образования 8—10 ядер эндосперма, которые располагаются в микропилярной части зародышевого мешка. Зигота делится поперечно, образуя 2-клеточный проэмбрио. Апикальная клетка делится косой перегородкой, формируя собственно зародыш (рис. 4, *1—3*). Эмбриогенез у исследованных астрагалов, по-видимому, можно отнести к Onagrad-типу Trifolium-вариации (Анисимова, 1997), о чем свидетельствуют и литературные данные (Гамбарова, 1986), по другим видам *Astragalus* (Чубирко, Кострикова, 1985).

Семенная продуктивность. Несмотря на высокую фертильность мужской и женской генеративной сфер, коэффициент продуктивности невысок. Он составляет у *A. danicus* от 48.88 до 49.51 %, а у *A. onobrychis* от 47.31 до 53.3 %. Потенциальная и реальная семенная продуктивности *A. onobrychis* за счет более высокой степени ветвления генеративных побегов, способности к образованию соцветий, большего числа цветков в соцветии в 3 раза превышают эти показатели у *A. danicus* (см. таблицу). При этом коэффициент продуктивности между видами сходен. Независимо от года наблюдений реализуется лишь 1/3 потенциальной продуктивности вида. У *A. kungurensis* (Белковская, 1978) коэффициент продуктивности еще ниже (24.6 %), т. е. реализуется лишь 1/4. Возможно, это связано с выявленной нами повышенной по отношению к двум предыдущим видам стерилизацией семязачатков на стадии формирования зародышевого мешка. Необходимо дальнейшее исследование динамики состояния семязачатков *A. kungurensis* и *A. permiensis*.

Заключение

Ход распускания цветков астрагалов характеризуется одновершинной кривой. Наиболее значимыми условиями, определяющими интенсивность распускания цветков, являются температура и относительная влажность воздуха (80—85 %). Судя по нашим данным и по литературе изученные виды рода *Astragalus* — энтомофильные перекрестноопыляющиеся растения.

Развитие и строение пыльцевых зерен и зародышевых мешков, зародыша и эндосперма у исследованных видов протекают сходно и в основном соответствуют схеме, описанной для других видов сем. *Fabaceae* (Чубирко, 1981; Чубирко, Кострикова, 1985; Чеботарь и др., 1987). Различия касаются лишь размеров и темпов формирования структур.

Фертильность пыльцы всех исследованных видов достаточно высокая — 62—95 %. Фертильность семязачатков у *A. danicus*, *A. onobrychis* — 96—98 %. У *A. kungurensis*, *A. permiensis* выявлена высокая частота встречаемости аномалий в строении женского гаметофита. Требуются дальнейшие исследования динамики состояния семязачатков этих видов.

Исследованные виды характеризуются видовой специфичностью по количеству соцветий на побег, числу цветков в соцветии и семязачатков в завязи, потенциальной и реальной семенной продуктивности, но по реализации потенциальной продуктивности разница между видами незначительна (Ппр = 24.6—34.14 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Onagrad — тип эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминологии и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной, СПб., 1997. Т. 2. С. 510—512.

Белковская Т. П. К экологии цветения, опыления и семенного размножения эндема Уральской флоры — астрагала кунгурского *A. kungurensis* Boriss. // Экология опыления. Пермь, 1978. С. 76—88.

Вайнагий Н. В. О методике изучения семенной продуктивности // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Гамбарова Р. К. Сравнительно-эмбриологическое исследование астрагала ложносладколистного и астрагала нутового в Азербайджане // Тез. докл. 7 Всесоюз. симп. эбриол. раст. Киев, 1978. С. 11—12.

Гамбарова Р. К. Эмбриологическое исследование некоторых представителей рода Астрагал (*Astragalus* L.) // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Кишинев, 1986. С. 8—9.

Горчаковский П. Л., *Зуева В. Н.* Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3—11.

Горчаковский П. Л., *Щурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. С. 3—48.

Злобин Ю. А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. С. 251—260.

Конычева В. И. К биологии цветения и эмбриологии *Astragalus vilosissimus*, *A. unifoliatus* // Морфологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент, 1965. С. 52—65.

Красная книга СССР / Под ред. А. М. Бородина. М., 1984. Т. 2. 478 с.

Красная книга Среднего Урала / Под ред. В. Н. Большакова и П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, 1996. 279 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 180 с.

Маркова Л. Г. Материалы по эмбриологии некоторых представителей семейства *Leguminosae* // Бот. журн. 1947. Т. 29. № 5. С. 219—231.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Орел Л. И., *Константинова Л. Н.*, *Огородникова В. Ф.* и др. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей. Метод указ. Л., 1985. 36 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 95 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Пономарев А. Н., *Демьянова Е. И.*, *Лыков В. А.* К антэкологии некоторых бобовых луговой и разнотравно-ковыльной степи // Экология опыления. Пермь, 1978. С. 23—30.

Чеботарь А. А., *Челак В. Р.*, *Мошкович А. М.*, *Архипенко М. Г.* Эмбриология зерновых, бобовых и овоще-бахчевых возделываемых растений / Под ред. М. С. Яковлева. Кишинев, 1987. 225 с.

Чубирко М. М. Сравнительная эмбриология семейств порядка *Fabales* // Морфологическая эволюция высших растений. М., 1981. С. 139—141.

Чубирко М. М., *Кострикова Л. Н.* Семейство *Fabaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae* / Под ред. М. С. Яковлева. Л., 1985. С. 67—77.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Crété P. Embryogénie des Papilionacées: Dévelopment de l'embryon chez l' *Astragalus glycyphyllus* // Comp. Rend. Acad. Sci. (Paris). 1951. T. 232. P. 1009—1011.

SUMMARY

The reproductive biology of 4 perennial *Astragalus* species was studied. In general, they have similar embryology (in the development and the structure of pollen grains and embryo sacs). *A. permiensis* and *A. kungurensis* demonstrated many abnormalities in the structure of the embryo sac. Further investigation of the dynamics of the ovule condition is necessary in these species. The species are characterized by specificity in the number of inflorescences per shoot; number of flowers in the inflorescence and ovules in the ovary; dynamics of flower opening; potential and actual seed productivity.

УДК 582.657.24 : 575.22.576 : 576.316 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© О. В. Юрцева, Т. Е. Крамина

О ГИБРИДНОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ *POLYGONUM BOREALE* (*POLYGONACEAE*) НА БЕЛОМ МОРЕ

O.V.YURTSEVA, T.E.KRAMINA. ON THE HYBRID ORIGIN OF *POLYGONUM BOREALE* (*POLYGONACEAE*) AT THE WHITE SEA

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет, кафедра высших растений
Факс (095) 939-18-27
E-mail: vurtseva@herba.msu.ru; kramina@herba.msu.ru

Поступила 26.08.2002
Окончательный вариант получен 22.10.2003

Рассмотрены распространение, экология и изменчивость морфологических признаков *Polygonum boreale* и его возможных родителей — *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum*. Размеры нижних листьев и околоцветника сближают *P. boreale* с *P. raii* subsp. *norvegicum*, а окраска и поверхность плодов и длина выступающей верхушки плода — с *P. aviculare*. Размеры брактей и плодов, длина трубки околоцветника у *P. boreale* — промежуточные, индекс брактей и длина долей околоцветника больше, а среднее число тычинок меньше, чем у *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum*. Факторный и дискриминантный анализы показали хорошую обособленность *P. raii* от менее резко различающихся *P. aviculare* и *P. boreale*; последний вид занимает промежуточное положение между *P. raii* subsp. *norvegicum* и *P. aviculare*, но ближе к *P. aviculare*. Числа хромосом *P. boreale* на Белом море варьируют от 20 до 40, что может быть результатом межвидовой гибридизации *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum* с неполной конъюгацией хромосом у гибридов и частичной их потерей. Полученные данные говорят о возможном гибридном происхождении *P. boreale* на Белом море в результате скрещивания *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum*.

Ключевые слова: *Polygonum boreale*, гибридизация, Белое море, хромосомные числа.

Polygonum boreale (Lange) Small — амфиатлантический бореальный вид морских побережий Северной Европы и Северной Америки. В 1880 г. из Гренландии была описана приморская разновидность *P. aviculare* var. *boreale* Lange (Lange, 1880), а в 1894 г. J. Small (1894) повысил ее ранг до видового. Большинство европейских и американских систематиков признают вид *P. boreale* (Fernald, 1950; Webb, Chater, 1964; Anderson, 1974; Scoggan, 1978; Цвелёв, 1979, 1996; Wolf, McNeill, 1986; Clapham et al., 1987; Webb et al., 1993). Однако другие включают *P. boreale* в состав *P. aviculare* L. (= *P. heterophyllum* Lindman) как приморскую разновидность (Lindman, 1913; Hylander, 1966; Lid, Lid, 1994) или подвид (Löve, Löve, 1956a; Karlsson, 2000). Авторы «Флоры Мурманской области» (Чернов, 1956) и «Арктической флоры СССР» (Петровский, 1966) совсем не выделяют его из состава *P. aviculare*. B. Styles (1962) отмечает сходство *P. boreale* с *P. arenastrum* Boreau. Таким образом, видовая самостоятельность *P. boreale* до сих пор ставится под сомнение.

G. Samuelsson (1931) считал *P. boreale* гибридом и в качестве вероятных родителей называл *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum* (Sam.) Sam. ex Lid, которые в Норвегии растут вместе и могут гибридизировать. На возможную гибридную природу *P. boreale* указывал Н. Н. Цвелёв (1979).

По нашим наблюдениям на Белом море и в бассейне Балтийского моря *P. boreale* очень изменчив по форме роста, форме листьев, числу тычинок и характеру поверхности плодов. Он проявляет черты сходства как с *P. aviculare*, так и с *P. raii* subsp. *norvegicum*, их ареалы отчасти совпадают. Чтобы проверить гипотезу о гибридном происхождении *P. boreale*, мы поставили задачу изучить изменчивость морфологических признаков *P. boreale*, *P. aviculare* и *P. raii* с помощью одномерных и многомерных методов анализа.

Распространение, экология и признаки *P. boreale* и близких видов

P. aviculare L. s. str. (Linnaeus, 1753), из которого выделили *P. boreale*, — циркумбореальный плюризональный вид, преимущественно континентальный, но изредка встречается по морским берегам, где приобретает суккулентный облик. Мясистые листья приморских растений послужили причиной описания многих разновидностей *P. aviculare*, однако в культуре мясистость листьев исчезает и Styles (1962) не считает нужным выделять эти приморские растения в особый таксон.

P. aviculare имеет прямостоячий стебель, выраженную гетерофиллию, относительно мелкие цветки и плоды, 8 тычинок (табл. 1). У него два типа плодов: летние — темно-бурые, с полосато-бородавчатым кожистым околоплодником, и осенние — гладкие, с тонким околоплодником, выступающие из околоцветника. В Мурманской обл. и Карелии *P. aviculare* часто уже летом быстро дает осенние плоды, созревающие вместо месяца за 2 недели, что можно связать с длинным днем на Севере.

У *P. boreale* в отличие от *P. aviculare* побеги не только прямостоячие, но и распростертые, гетерофиллия выражена не всегда, листья ярко-зеленые, мясистые, яйцевидные или лопатчатые, 5—8 тычинок, розовато-белые доли околоцветника, полностью скрывающего светло-бурые плоды с гладкой или полосато-бородавчатой поверхностью, которые, по данным Small (1894), почти вдвое крупнее, чем у *P. aviculare*, и имеют яйцевидную, а не яйцевидно-пирамидальную форму. У растений из Гренландии 6 тычинок (Small, 1894).

P. boreale растет на песчаных и илистых отмелях и супралиторалях, особенно часто встречаясь в зоне выбросов, среди перемешанного с песком плавника. Изредка он заходит на приморские луга и в населенные пункты, на поля и обочины дорог (Цвелёв, 1979, 1996; Karlsson, 2000).

До публикации *P. boreale* были описаны приморские таксоны, чьи названия с ним пытались синонимизировать. Среди них — европейский вид *P. littorale* Link (Link, 1800 (1801), 1821) и основанная на нем разновидность *P. aviculare* var. *littorale* (Link) W. D. J. Koch (Koch, 1837), а также *P. buxifolium* Nutt. ex Bongard (Bongard, 1833) с тихоокеанского побережья Северной Америки (о-в Ситха). Однако типовой материал по *P. littorale* утрачен (Styles, 1962), и поэтому неизвестно, к какому таксону следует применять это название. Второе название незаконно, так как имеется более ранний омоним. К более поздним синонимам *P. boreale* мы относим названия следующих видов: *P. islandicum* Meisn. ex Small (Small, 1895), встречающегося в Исландии; *P. fowleri* Robinson — в Восточной (Нью-Брансуик, Онтарио, Лабрадор, о-в Ньюфаундленд, Новая Шотландия) и Западной (Британская Колум-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительные признаки *Polygonum aviculare*, *P. boreale* и двух подвидов *P. raii*

Признаки	*P. aviculare*	*P. boreale*	*P. raii* subsp. *norvegicum*	*P. raii* subsp. *raii*
Побеги	Прямостоячие или восходящие, 10—70 см выс.	Распростертые, восходящие или реже прямостоячие, 6—50(100) см дл.	Распростертые или восходящие, 40—50 см дл.	Распростертые, 60—100 см дл.
Ветвление	В области соцветия	От середины или основания	От основания	От основания
Поверхность побегов	Без налета, с гладкими или слабо папиллозными ребрами	Без налета, с гладкими или тонко папиллозными ребрами	С белым налетом и слабо папиллозными ребрами, вздутые под узлами	С белым налетом и папиллозными ребрами
Диаметр побегов, мм	1—3	1—3	2—6	1—3
Гетерофиллия	Сильная	Заметная или отсутствует	Заметная или отсутствует	Слабая или отсутствует
Длина междоузлий, см	1—5(7)	1—5.5	1—3.5	1—4.5
Раструбы, мм	6—11, распадаются на нитевидные дольки	3.5—7(8), слегка разорванные	3.5—8, часто цельные или двулопастные	3.5—10, часто цельные или двулопастные
Размеры листовой пластинки, мм	6—60 × 4—20	10—60 × 4—20	15—50 × 3—15	10—40 × 3—10
Длина черешка	1—7	1—7	2—8	1—5
Форма листовой пластинки	Обратноланцетная или эллиптическая, острая или тупая	Обратноланцетная, обратнояйцевидная или лопатчатая, обычно тупая	Эллиптическая, обратнояйцевидная или лопатчатая, тупая	Эллиптическая, обратнояйцевидная или лопатчатая, острая или тупая
Цвет и консистенция листовой пластинки	Темно-зеленая, слабо мясистая	От темно- до светло-зеленой, немного мясистая	Сизо-зеленая, мясистая	Сизо-зеленая, мясистая, с подвернутым краем
Длина околоцветника, мм	2.5—3.5 мм	3.0—5.5	3.5—5.5	3.5—5.5
Расчленение околоцветника	3/4	2/3—3/4	2/3	2/3
Форма долей околоцветника	Обратнояйцевидные или продолговатые, с ложковидно-вогнутой цельной верхушкой	Обратнояйцевидные ии продолговатые с плоской или вогнутой цельной верхушкой	Обратнояйцевидные, с расширенной округлой или усеченной плоской верхушкой, с цельным или зубчатым краем	Обратнояйцевидные, с расширенной округлой или усеченной плоской верхушкой, с цельным или зубчатым краем

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признаки	*P. aviculare*	*P. boreale*	*P. raii* subsp. *norvegicum*	*P. raii* subsp. *raii*
Цвет долей околоцветника	Бело-розовый, с заметными жилками	Бело-розовый, с заметными жилками	Белый со слабыми жилками	Бело-розовый со слабыми жилками
Число тычинок	7—8	5—8	7—8	8
Размеры плода, мм	2.0—3.5 × 1.5—2.0	2.5—4.0 × 2.0—2.5	3.5—6 × 2.0—3.5	3.5—5.5 × 2.5—3.5
Длина свободной верхушки плода, мм	0—0.1	0	0.1—2.0	0.1—2.0
Окраска плода и поверхность граней	Темно-бурая, полосато-бугорчатая	Темно- или светло-бурая, полосато-бугорчатая или гладкая	Темно- или светло-бурая, гладкая, шероховатая или полосато-бугорчатая	Темно- или светло-бурая, гладкая или тонко равномерно- или полосато-бугорчатая
2n	20, 40, 60	40, 60	40	40, 60
Экология	Как сорняк у жилья, дорог, по берегам водоемов и нарушенным местам, реже на приморском лугу и супралиторали, в зоне выбросов	На песчаной супралиторали, в зоне выбросов, реже на приморских лугах и скалах, изредка у жилья, дорог и по нарушенным местам близ моря	На песчаной супралиторали, изредка на галечнике и приморских солонцеватых лужайках	На приморских песках и ракушечнике, в зоне выбросов среди перемешанного с песком плавника
Распространение	Умеренные и северные области Евразии и Северной Америки	Британские и Фарерские острова, Исландия, Скандинавский п-ов, побережья Балтийского, Белого и Баренцева морей, Кольский п-ов, Гренландия, Вост. Канада, Аляска, Дальний Восток	Зап. и сев. Норвегия, Дания, Швеция, Финляндия, Кольский п-ов (Мурманская обл. и Терский берег Белого моря)	Атлантическое побережье сев.-зап. Франции, Германии и Британских о-вов, Дания, Швеция, Норвегия, Вост. Канада

бия) Канаде, на Аляске и о-ве Ситха (Robinson, 1902; Fernald, 1913; Gleason, Cronquist, 1991); *P. caducifolium* Worosch. с Тихоокеанского побережья Северной Америки и Дальнего Востока (Охотия, нижнее течение Амура, Камчатка, Сахалин, Курилы) (Ворошилов, 1966, 1967) и *P. tatewakianum* Ito var. *noteroense* Ito из Японии и Китая (Цвелёв, 1989).

Таким образом, область распространения *P. boreale* в широком понимании велика. Он встречается по берегам Британских и Фарерских островов, в Северной Скандинавии, Прибалтике, России (по берегам Финского залива, в Мурманской обл., Карелии, на Соловецких островах, в Архангельской обл., на Дальнем Востоке), в Китае и Японии, на Тихоокеанском и Атлантическом побережьях США и Канады, в Гренландии и Исландии (Abrams, 1944; Scoggan, 1978).

P. raii Bab. — второй возможный родитель *P. boreale*, описанный с Британских островов (Babington, 1836). Он распространен также на морских побережьях северо-западной Франции, Германии и Западной Скандинавии (Nordhagen, 1963), на Атлантическом побережье США и Канады (Fernald, 1950; Löve, Löve, 1956a; Hultén, 1950, 1958; Gleason, 1958; Wolf, McNeill, 1986). Он имеет распростертые побеги, окрашенные антоцианом, сизые и острые эллиптические листья, розоватые доли околоцветника и крупные плоды, выступающие из околоцветника на треть (табл. 1). Эти плоды аналогичны осенним плодам *P. aviculare*, но с прочным околоплодником и большим объемом воздуха, способствующим гидрохории (Karlsson, 2000).

G. Samuelsson (1931) выделил у *P. raii* два подвида. Приняв растения с берегов Ла-Манша с более мелкими плодами и цветками за типовую расу — *P. raii* subsp. *raii*, растения из западной и северной Норвегии он выделил в особый подвид — *P. raii* subsp. *norvegicum* Sam., а затем и вид — *P. norvegicum* (Sam.) Sam. ex Lid (Lid, 1952). Для него характерны тупые лопатчатые сизо-зеленые листья почти без антоциана, многочленные пазушные цимы, белые околоцветники и наиболее крупные плоды (табл. 1).

P. norvegicum распространен на западе и севере Норвегии, севере Швеции, Финляндии, в России (на Мурманском побережье — Комаров, 1936; Чернов, 1956; на Терском берегу и в Кандалакшском заливе Белого моря к северу от о-ва Великий, в Архангельской обл.). Канадские растения *P. raii* более соответствуют признакам *P. raii* subsp. *norvegicum* (Löve, Löve, 1956a). Цвелёв (1979) включил *P. norvegicum* в состав *P. raii*, но затем признал его видовую самостоятельность (Цвелёв, 1996). Но не все признают *P. norvegicum*. В Дании и на юге Норвегии между *P. raii* subsp. *raii* и *P. raii* subsp. *norvegicum* имеются переходные формы, поэтому некоторые авторы (Nordhagen, 1963; Hylander, 1966; Lid, Lid, 1994; Karlsson, 2000) сохранили их в ранге подвидов. Во «Flora Europaea» (Webb, Chater, 1964; Webb et al., 1993) *P. raii* принят как *P. oxyspermum* subsp. *raii* (Bab.) Webb et Chater. Взаимоотношения *P. raii* subsp. *raii*, *P. raii* subsp. *norvegicum* и *P. oxyspermum* до сих пор не вполне ясны и требуют специального анализа.

Материал и методика

Изучен гербарный материал *P. boreale*, *P. aviculare* и *P. raii* из отечественных и зарубежных коллекций (C, CGH, GH, K, LE, MW, S, TU, TAA, UPS). Для анализа изменчивости признаков взяты 108 растений: 33 образца *P. aviculare*, 66 образцов *P. boreale*, 1 образец *P. raii* subsp. *raii* и 8 образцов *P. raii* subsp. *norvegicum*. Образцы *P. aviculare*, *P. raii* subsp. *norvegicum* и *P. boreale* собраны в разных районах Карелии, Архангельской, Ленинградской и Мурманской областей в 1992—2001 гг. и хранятся в Гербарии им. Сырейщикова, Москва (MW). Образец *P. raii* subsp. *raii* и небольшая часть образцов *P. boreale* были взяты для изучения из коллекции Ботанического музея г. Копенгагена, Дания (С).

Для каждого образца проанализировали 18 признаков: 1 — высота растения, см; 2 — длина нижнего листа, мм; 3 — ширина нижнего листа, мм; 4 — индекс листа (длина/ширина листа); 5 — длина брактеи, мм; 6 — ширина брактеи, мм; 7 — индекс брактеи (длина/ширина брактеи); 8 — длина околоцветника, мм; 9 — длина долей околоцветника, мм; 10 — длина трубки околоцветника, мм; 11 — индекс околоцветника (длина долей/длина околоцветника); 12 — длина плода, мм; 13 — ширина плода, мм; 14 — индекс плода (длина/ширина плода); 15 — поверхность плода (1 — гладкая, 2 — бугорчатая, 3 — полосато-бородавчатая); 16 — окраска плода (1 — светло-бурая, 2 — бурая, 3 — темно-бурая, почти черная); 17 — длина выступающей из околоцветника верхушки плода, мм; 18 — число тычинок.

Для анализа данных использовали как одномерные, так и многомерные методы. Определены средние значения признаков и их доверительные интервалы (95 %-я вероятность), проверена достоверность их отличий по t-критерию Стьюдента и U-критерию Манна-Уитни. Последний использовался в связи с малым объемом одной из выборок и несоответствием распределения ряда признаков нормальному закону. Для некоторых признаков построены гистограммы распределения значений.

Для выяснения возможности разделения 3 групп (*P. aviculare*, *P. boreale*, *P. raii*) по совокупности признаков проведены факторный анализ (с экстакцией факторов по методу главных компонент) и дискриминантный анализ (анализ канонических переменных). Статистическая обработка морфометрических данных выполнена с помощью пакета прикладных программ Statistica for Windows 5.1. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом. Хромосомные числа подсчитывали на давленных временных препаратах в смеси Гойера. Для этого корешки проростков обрабатывали α-монобромнафталином и затем окрашивали ацетожелезогематоксилином (Шоферистова, 1973).

Одномерный анализ признаков

Нами были получены средние значения и доверительные интервалы признаков *P. aviculare*, *P. boreale* и *P. raii* (табл. 2, 3), гистограммы распределения значений наиболее важных признаков (рис. 1). Все три группы достоверно не отличаются друг от друга по высоте растения, индексу нижних листьев и индексу плода.

ТАБЛИЦА 2

Морфологические показатели *Polygonum aviculare*, *P. boreale* и *P. raii*

Признаки	*P. aviculare* n = 33	*P. boreale* n = 66	*P. raii* n = 9
	M ± Δ	M ± Δ	M ± Δ
Высота растения, см	21.03 ± 3.44	21.48 ± 2.30	16.33 ± 5.34
Длина листа, мм	17.81 ± 1.74	22.79 ± 1.56	21.22 ± 4.72
Ширина листа, мм	4.15 ± 0.41	5.77 ± 0.54	5.67 ± 1.48
Индекс листа	4.41 ± 0.34	4.24 ± 0.30	3.87 ± 0.71
Длина брактеи, мм	5.78 ± 0.60	7.91 ± 0.51	8.61 ± 2.17
Ширина брактеи, мм	1.71 ± 0.19	1.98 ± 0.16	2.54 ± 0.69

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Признаки	*P. aviculare* n = 33	*P. boreale* n = 66	*P. raii* n = 9
	M ± Δ	M ± Δ	M ± Δ
Индекс брактеи	3.52 ± 0.38	4.18 ± 0.27	3.46 ± 0.40
Длина околоцветника, мм	2.77 ± 0.14	4.04 ± 0.11	3.96 ± 0.39
Длина долей околоцветника, мм	1.77 ± 0.09	2.71 ± 0.10	2.37 ± 0.33
Длина трубки околоцветника, мм	1.00 ± 0.07	1.32 ± 0.05	1.59 ± 0.20
Индекс околоцветника	0.63 ± 0.02	0.67 ± 0.01	0.60 ± 0.05
Длина плода, мм	2.29 ± 0.13	3.23 ± 0.10	4.19 ± 0.45
Ширина плода, мм	1.48 ± 0.06	2.00 ± 0.07	2.80 ± 0.27
Индекс плода	1.55 ± 0.06	1.63 ± 0.05	1.50 ± 0.15
Поверхность плода, мм	2.45 ± 0.27	2.53 ± 0.16	1.22 ± 0.51
Окраска плода, баллы	2.58 ± 0.20	2.50 ± 0.12	1.78 ± 0.34
Длина выступающей верхушки плода, мм	0.17 ± 0.07	0.13 ± 0.05	1.26 ± 0.35
Число тычинок	6.93 ± 0.25	5.95 ± 0.18	7.68 ± 0.24

Примечание. M — средняя арифметическая, Δ — полудлина доверительного интервала для средней 95 %-й вероятности, n — число образцов.

ТАБЛИЦА 3

Достоверность различий средних значений морфологических признаков *Polygonum aviculare*, *P. boreale* и *P. raii*

Признаки	Достоверность различий средних между		
	P. aviculare (n = 33) и *P. boreale* (n = 66)	*P. aviculare* (n = 33) и *P. raii* (n = 9)	*P. boreale* (n = 66) и *P. raii* (n = 9)
Высота растения, см	—	—	—
Длина листа, мм	***	—	—
Ширина листа, мм	***	**(*)	—
Индекс листа	—	—	—
Длина брактеи, мм	***	***(**)	—
Ширина брактеи, мм	*	***(**)	*(—)
Индекс брактеи	**(***)	—	—(*)
Длина околоцветника, мм	***	***	—
Длина долей околоцветника, мм	***	***	*
Длина трубки околоцветника, мм	***	***	**
Индекс околоцветника	**	*(—)	***
Длина плода, мм	***	***	***
Ширина плода, мм	***	***	***
Индекс плода	—	—	—
Поверхность плода, мм	—	***	***
Окраска плода, баллы	—	***	***
Длина выступающей верхушки плода, мм	—	***	***
Число тычинок	***	**	***

Примечание. Достоверность различий средних для большинства признаков приведена по результатам применения t-критерия Стьюдента, а для балльных оценок поверхности и окраски плода — по U-критерию Манна-Уитни (приведен в скобках). Уровни значимости различий: *** — на 99.9 %-м уровне, ** — на 99 %-м уровне, * — на 95 %-м уровне, «—» — различия не значимы, n — число образцов.

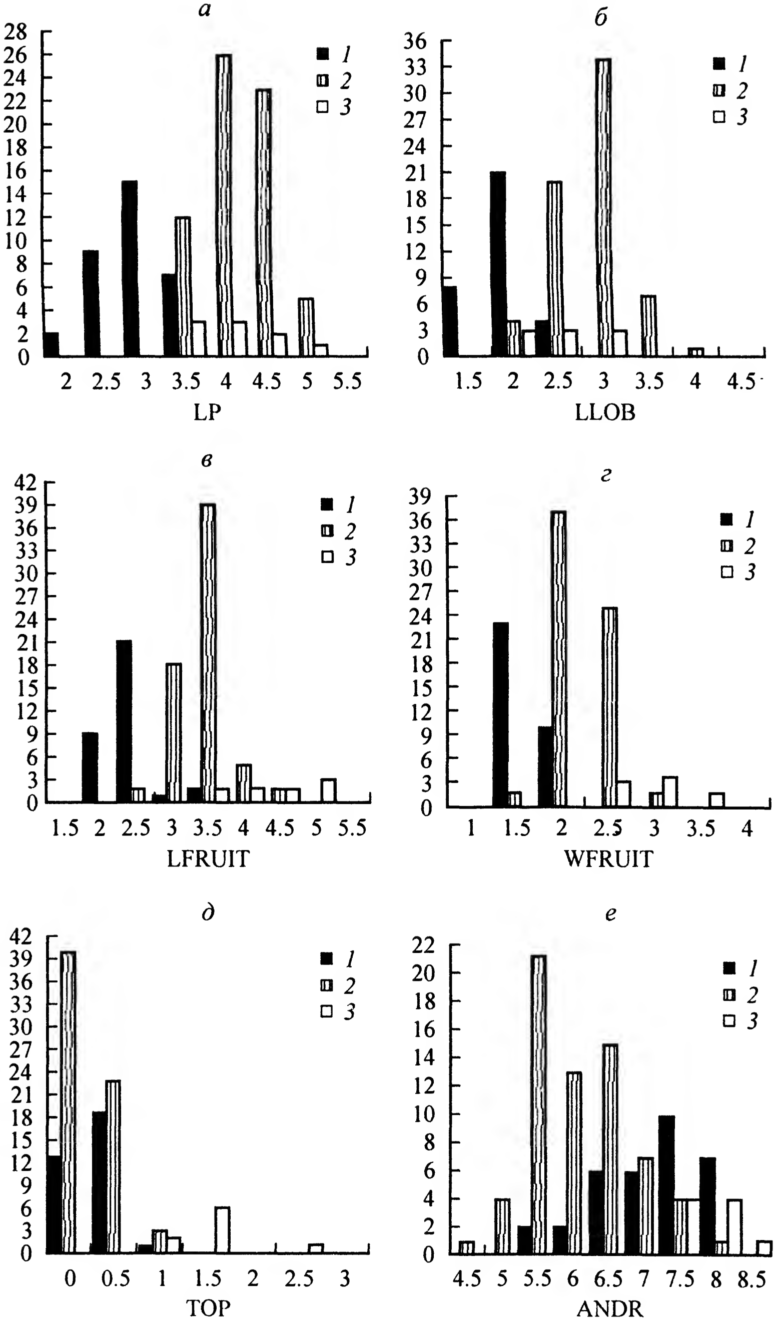


Рис. 1. Гистограммы распределения значений признаков для *Polygonum aviculare* (*1*), *P. boreale* (*2*) и *P. raii* subsp. *norvegicum* (*3*).

По оси абсцисс — значения признака, по оси ординат — число образцов. *а* — длина околоцветника (LP); *б* — длина лопастей околоцветника (LLOB); *в* — длина плода (LFR); *г* — ширина плода (WFR); *д* — длина верхушки плода, выступающей из околоцветника (TOP); *е* — число тычинок (ANDR).

ТАБЛИЦА 4

Хромосомные числа *Polygonum aviculare*, *P. boreale* и *P. raii* и близких видов

Вид	2n	Литературный источник	Происхождение материала
P. aviculare	22	Карташова и др., 1974	Сибирь
	20, 22, 40, 60	Graham, Wood, 1965	США
	40	Löve, Löve, 1942, 1948	Скандинавия
		Меньшикова, 1964	
	60	Löve, Löve, 1942, 1948	Скандинавия
		Löve, Löve, 1956a, b	Исландия, Канада
		Pauwels, 1959	Бельгия
		Scholtz, 1960	Германия
		Styles, 1962	Великобритания
		Жукова, 1966	Россия
		Löve, Ritchie, 1966	Канада
		Queiros, 1983	Португалия
	40, 60	Wolf, McNeill, 1986, 1987	Канада
P. raii s. str.	40	Styles, 1962	Британские острова
		Wolf, McNeill, 1986, 1987	Канада
		Pauwels, 1959	Бельгия
	60	Löve, Löve, 1956a, b	Исландия, Канада
P. norvegicum	40	Styles, 1962	Норвегия
		Engelskjon, 1979	Норвегия
P. oxyspermum	40	Styles, 1962	Дания
	80	Löve, Löve, 1956a	Канада
P. boreale	40	Styles, 1962	Шетландские острова
		Hämet-Ahti; Virrankoski, 1970	Финляндия
		Uotila, Pellinen, 1985	Финляндия
		Wolf, McNeill, 1986	Канада
	60	Löve, Löve, 1956a, b	Канада, Исландия
P. littorale	60	Löve, Löve, 1956b	Европа
P. fowleri	40	Löve, Löve, 1956b	Аляска и Канада
	60	Wolf, McNeill, 1986, 1987	Канада
P. buxifolium	60	Löve, Löve, 1956b	Аляска и Канада

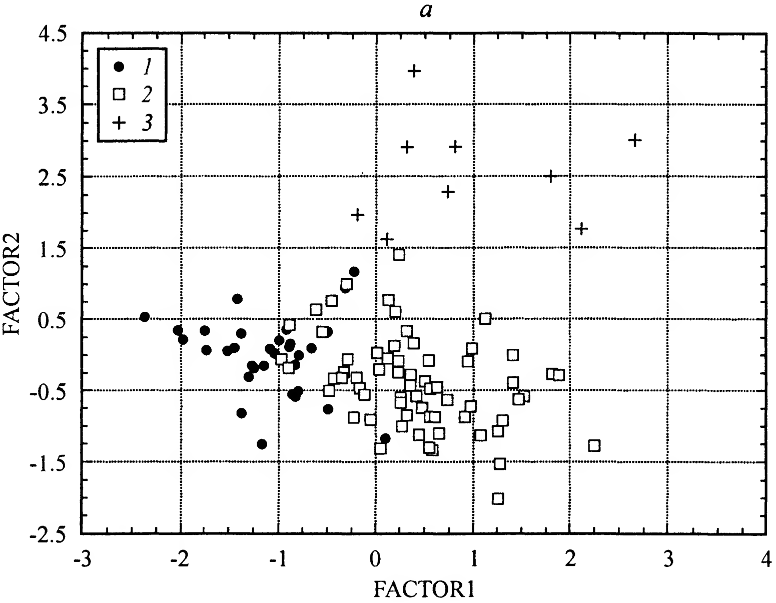
P. aviculare и *P. raii* различаются по максимальному числу признаков из 18 возможных: по 13 при использовании критерия Стьюдента и по 12 при использовании критерия Манна-Уитни. При этом у *P. aviculare* многие признаки (размеры нижних листьев и бractей, длина околоцветника, его долей и трубки, размеры плода) принимают минимальные значения, а окраска плода наиболее темная.

У *P. raii* почти все эти признаки принимают максимальные значения. Окраска плодов самая светлая, они относительно шире, с заметно выступающей из околоцветника верхушкой, поверхность плодов чаще гладкая, среднее число тычинок максимально.

P. boreale по размерам нижних листьев и длине околоцветника и его долей приближается к *P. raii* (рис. 1, *а*, *б*). По окраске и поверхности плода, длине выступающей из околоцветника его верхушки он не отличается достоверно от *P. aviculare* (табл. 3, 4; рис. 1, *д*). По размерам брактей и плодов, по длине трубки околоцветника *P. boreale* занимает промежуточное положение между двумя прочими группами (рис. 1, *в*, *г*). По индексу брактей, длине долей околоцветника *P. boreale* несколько их превосходит, а по среднему числу тычинок *P. boreale* уступает обоим. Правда, пределы изменчивости последнего признака у *P. aviculare* и *P. boreale* на Белом море весьма широки и практически совпадают.

Факторный анализ

Для факторного анализа 108 образцов, представляющих *P. aviculare* (n = 33), *P. raii* (n = 9) и *P. boreale* (n = 66), проанализировали по 11 признакам (1—3, 5—6, 8—9, 12—13, 17—18). В анализ не были включены качественные признаки и признаки, вычисленные через другие. Первые три фактора объясняют 76 % общей дис-



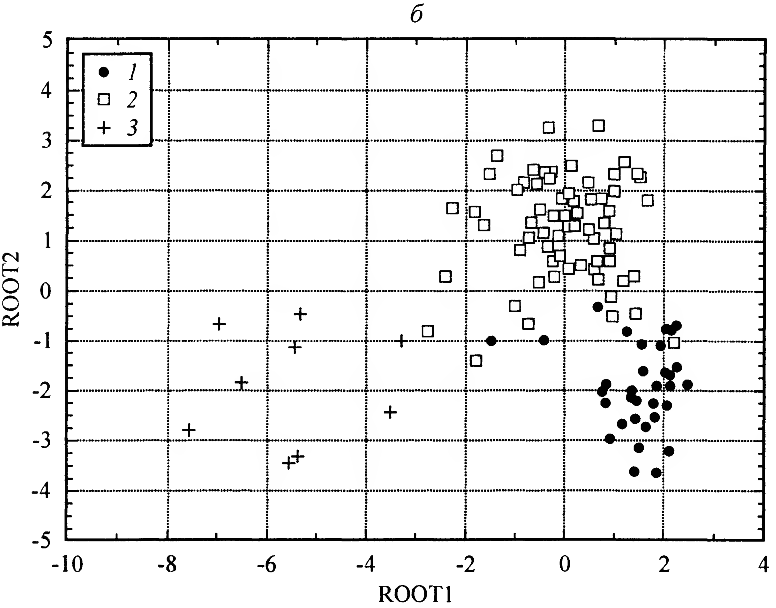


Рис. 2. Результаты факторного (*а*) и дискриминантного (*б*) анализа образцов *Polygonum aviculare* (*1*), *P. boreale* (*2*) и *P. raii* subsp. *norvegicum* (*3*).

Образцы расположены в осях первого и второго факторов (*а*) и первой и второй канонической переменной (*б*).

персии данных. Наиболее информативной является картина распределения образцов в осях факторов 1 и 2, объясняющая 60.6 % дисперсии данных (рис. 2, *а*). В осях факторов 1 и 2 облако *P. raii* хорошо обособлено от общего облака *P. aviculare* и *P. boreale*, в котором вдоль оси фактора 1 образцы *P. aviculare* постепенно замещаются образцами *P. boreale*. Наибольшие нагрузки на фактор 1 имеют следующие признаки: ширина нижнего листа (0.72), длина верхнего листа (0.75), длина околоцветника (0.86), длина долей околоцветника (0.79), длина и ширина плода (0.83 и 0.78). Минимальны значения признаков у *P. aviculare*, максимальны — у *P. boreale* и *P. raii*. Вдоль оси фактора 2 облако *P. raii* хорошо обособлено от общего облака *P. aviculare* и *P. boreale*. Наибольшую нагрузку на ось фактора 2 имеет признак «длина выступающей верхушки плода» (0.86), который у группы *P. raii* принимает максимальные значения.

В осях факторов 2 и 3 облака групп *P. raii* и *P. boreale* налегают друг на друга и нерезко обособлены от облака *P. aviculare*.

Дискриминантный анализ

Дискриминантный анализ того же массива данных выполнен по 10 признакам (2, 4—5, 7—9, 12—13, 17—18). Из анализа исключили признаки качественные и те, которые связаны сильными корреляциями с другими. Анализ показал, что все признаки, кроме индекса верхнего листа, значимы для разделения групп. Картина распределения образцов в осях 1-й и 2-й канонических переменных (рис. 2, *б*) согласуется с результатами факторного анализа и дополняет их. На графике можно выделить три группы: сборную группу *P. raii* (100 % верно определенных образцов) и две несколько хуже обособленные группы *P. aviculare* и *P. boreale* (91 и 95 % верно определенных образцов). Как и в факторном анализе, группа *P. raii* лучше обособлена от *P. boreale* и *P. aviculare* вдоль оси первой канонической переменной. При этом *P. boreale* занимает промежуточное положение между двумя другими группами. Собственное значение 1-й канонической переменной, показывающее, во сколько раз суммарная межгрупповая дисперсия вдоль этой оси превышает внутригрупповую, равно 3.27, что свидетельствует о хорошем разделении групп по этой оси. Наибольший стандартизованный коэффициент для первой оси имеют признаки «ширина плода» (–0.65) и «длина выступающей верхушки плода» (–0.60). Вдоль оси 2-й канонической переменной группа *P. boreale* хорошо отделена от групп *P. aviculare* и *P. raii*, но качество ее отделения хуже, чем качество отделения группы *P. raii* (собственное значение 2-й канонической переменной равно 2.46). Наибольший стандартизованный коэффициент для второй оси имеет «длина околоцветника» (0.72), максимальная у *P. boreale*. В осях первой и второй канонических переменных группа *P. boreale* достаточно хорошо обособлена от группы *P. raii* и несколько хуже — от группы *P. aviculare*, часть образцов *P. aviculare* и *P. boreale* плохо различимы.

Хромосомные числа

Хромосомные числа, известные для *P. aviculare*, *P. boreale* и *P. raii* и близких видов (табл. 4), представленных несколькими цитотипами, не противоречат гипотезе о гибридной природе *P. boreale*. У большинства образцов *P. boreale* с Белого моря семена не взошли, у единичных образцов *P. boreale* с высокой всхожестью семян числа хромосом принимали значения от 20 до 40, наиболее часто встречалось 2n = 30. Для образцов *P. boreale* с Белого моря нами определены следующие числа: в Лоухском и Беломорском р-нах Карелии 2n = 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 40; в Кандалакшском р-не Мурманской обл. 2n = 26, 28, 30, 32, 34; в Терском р-не Мурманской обл. 2n = 18, 20, 22, 28, 30.

Для *P. raii* subsp. *norvegicum* из Терского р-на Мурманской обл. 2n = 28, 30. Возможно, это тоже гибрид, поскольку для *P. raii* характерны числа 2n = 40, 60 (табл. 4). У образца *P. aviculare* из окрестностей Санкт-Петербурга 2n = 20 (семена образцов *P. aviculare* с Белого моря, к сожалению, не взошли). При гибридизации диплоида (*P. aviculare*) и тетраплоида (*P. raii*) вполне возможно образование триплоидных образцов *P. boreale*, которые довольно часто встречаются на Белом море.

Наличие у *P. boreale* с Белого моря хромосомных чисел, варьирующих от 20 до 40, можно объяснить за счет гибридизации *P. raii* и *P. aviculare* с 40 и 20 хромосомами, неполной конъюгации и дальнейшей потери хромосом у гибридов. Хотя есть указания (Löve, Löve, 1956a), что при скрещивании *P. boreale* и *P. heterophyllum* (= *P. aviculare*) из Канады, имевших по 60 хромосом, получались фертильные гибриды, в материале с Белого моря не оказалось образцов *P. boreale* с 60 хромосомами.

Обсуждение результатов

По результатам одномерного анализа средние значения большинства признаков *P. boreale* с Белого моря достоверно отличаются от таковых для *P. aviculare* или *P. raii*. При этом *P. boreale* по одним признакам приближается к *P. aviculare*, по другим — к *P. raii*, по третьим занимает промежуточное положение, по четвертым превосходит их или уступает обоим. Такой характер изменчивости признаков присущ таксонам, чье гибридное происхождение считается доказанным (Rieseberg, 1995, 1998).

По результатам факторного и дискриминантного анализов группа *P. raii* хорошо обособлена от *P. aviculare* и *P. boreale*, чьи облака разделены несколько хуже и частично перекрываются. Такие результаты говорят о большем морфологическом сходстве *P. boreale* с *P. aviculare*, нежели с *P. raii*. Их можно интерпретировать либо как результат происхождения *P. boreale* от *P. aviculare*, либо как следствие преимущественного бэкроссинга гибридного *P. boreale* с одним из родителей — *P. aviculare*. Поскольку на Белом море *P. raii* subsp. *norvegicum* редок (встречается лишь на Мурманском побережье, Терском берегу Белого моря и в Архангельской обл.), то *P. boreale* может скрещиваться преимущественно с *P. aviculare*, и поэтому должны преобладать бэкроссы.

Фертильность пыльцы у образцов *P. boreale* с Белого моря варьирует от 0 до 95 %, в то время как у *P. raii* subsp. *norvegicum* она составляет 90—96 %, у *P. aviculare* — 98—99 %. Числа хромосом *P. boreale* принимают значения от 20 до 40, наиболее часто встречается 2n = 30. Это говорит о нестабильности генома *P. boreale* и возможной гибридной его природе.

Судя по исследованным нами гербарным материалам (C, CGE, GH, K, LE, MW, S, TU, TAA, UPS) в области совместного распространения *P. raii* subsp. *norvegicum* и *P. aviculare* на побережьях Швеции, Норвегии, Кольского п-ва и Гренландии имеет место их спорадическая гибридизация. При просмотре массовых сборов *P. boreale* из этих районов обнаружены все переходы между *P. aviculare* и *P. raii* subsp. *norvegicum*, в том числе — уклоняющиеся по морфологическим признакам в сторону *P. raii* subsp. *norvegicum* или в сторону *P. aviculare*.

Многие образцы из Норвегии, Швеции и Гренландии (UPS) можно отнести к бэкроссам *P. boreale* с *P. raii* subsp. *norvegicum*, еще чаще встречаются образцы, которые могут быть бэкроссами *P. boreale* с *P. aviculare*. Поскольку они очень близки к приморским экотипам *P. aviculare*, их трудно отличить от последних. Лишь гладкие плоды выдают их гибридную природу.

На Атлантическом побережье Северной Америки *P. boreale* встречается вместе с *P. aviculare* и *P. raii*. По всей видимости, *P. boreale* возникал неоднократно и политопно. На Тихоокеанском побережье Северной Америки и Дальнего Востока, где растет *P. caducifolium* Worosh., соответствующий признакам *P. boreale*, *P. raii* не отмечен. Это результат либо дальнего заноса, либо экотипической дифференциации *P. aviculare*.

Решение вопроса о статусе *P. boreale* является сложным, поскольку иногда его трудно, если вообще возможно, отличить от приморских экотипов *P. aviculare*. Растения с признаками *P. boreale* распространены значительно шире, чем *P. raii* subsp. *norvegicum*. Они занимают ту же экологическую нишу и способны его замещать, как это происходит на Белом море. В Шотландии, напротив, *P. boreale* почти вытеснил с побережий *P. aviculare* (Lousley, Kent, 1981). Судя по частой встречаемости *P. boreale* достаточно устойчив в природе и, несмотря на пониженную фертильность и варьирование хромосомных чисел, способен к самостоятельному семенному возобновлению за счет самоопыления. Поэтому следует признать его видовой статус, хотя приморский экотип *P. aviculare* ($2n = 60$) обладает сходными морфологическими признаками и их не всегда можно различить. Для более строгого доказательства гибридной природы и политопного возникновения *P. boreale* необходимо привлечение методов молекулярной биологии.

Выводы

1. Характер изменчивости отдельных признаков *P. boreale* на Белом море, большая изменчивость его хромосомных чисел и фертильности пыльцы говорят о гибридном происхождении *P. boreale* в результате скрещивания *P. aviculare* L. s. str. и *P. raii* subsp. *norvegicum* Sam.

2. По результатам многомерного анализа морфологических признаков *P. boreale* занимает промежуточное положение между *P. aviculare* и *P. raii*, но все же ближе к *P. aviculare*.

3. Анализ гербарного материала свидетельствует о спорадической гибридизации *P. raii* и *P. aviculare* в зонах их совместного распространения (в Швеции, Норвегии, на Кольском п-ове, в Гренландии). Гибриды имеют либо комбинативный характер изменчивости признаков, либо преимущественно признаки одного из родителей.

4. Данные по распространению *P. boreale*, *P. raii* и *P. aviculare* говорят о возможности разных способов возникновения *P. boreale* — как за счет неоднократной гибридизации *P. aviculare* и *P. raii* в разных частях ареала, так и за счет экотипической дифференциации *P. aviculare*. В связи с трудностью различения бэкроссов *P. boreale* × *P. aviculare* и приморских экотипов *P. aviculare* для точного доказательства их природы необходимо применение молекулярных методов исследования.

Благодарности

Авторы искренне признательны Д. Д. Соколову, А. Б. Шипунову, С. В. Ковальскому и другим коллегам, собравшим гербарные образцы, без неоценимой помощи которых эта работа не могла бы осуществиться. Авторы благодарят кураторов Гербариев (C, CGE, GH, K, LE, MW, S, TU, TA, UPS), любезно приславших материал для исследования или предоставивших возможность работы в Гербариях.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-48957).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 476 с.

Ворошилов В. Н. Спорыши Дальнего Востока // Бюл. Главн. бот. сада. 1967. Вып. 66. С. 59—62.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 1511—1516.

Карташова Н. Н., *Малахова Л. А.*, *Козлова А. А.* Числа хромосом представителей флоры Приобья. I. Числа хромосом некоторых видов растений Томской области // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 4. С. 114—119.

Комаров В. Л. Род *Polygonum* L.s.l. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 594—701.

Меньшикова Е. А. Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных: Автореф. дис....канд. биол. наук. Пермь, 1964. 19 с.

Петровский В. В. Polygonum L. // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1966. Вып. 5. С. 163—179.

Цвелёв Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1979. Т. 15. С. 128—142.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 103—117.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Флора Восточной Европы. СПб. 1996. Т. 9. С. 136—150.

Чернов Е. Г. // Флора Мурманской области. М.; Л., 1965. Вып. 3. С. 165—178.

Шоферистова Е. Г. К методике окраски хромосом и пыльцы // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 1011—1012.

Abrams L. Illustrated flora of the Pacific States (Washington, Oregon and California). Stanford, 1944. Vol. 2. 635 p.

Anderson J. P. Flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Provo, Uthah. Brigham, 1974. 724 p.

Babington M. A. P. raii Bab. // Trans. Linn. Soc. London (Bot.). 1936. Vol. 17. P. 458—459.

Bongard M. Observations sur la végétation de l'ile de Sitcha // Mém. Acad. Sci. Péters. Sér. 6 (2). 1833. T. 2. P. 119—178.

Clapham A. R., *Tutin T. G.*, *Moore D. M.* Flora of the British Isles. Ed. 3. Cambridge, 1987. 688 p.

Engelskjon T. Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard // Opera Bot. 1979. Vol. 52. P. 1—38.

Fernald M. L. Some North American relatives of *Polygonum maritimum* // Rhodora. 1913. Vol. 15. 172. P. 68—73.

Fernald M. L. Gray's manual of botany. Ed. 8. New York, 1950. 1632 p.

Gleason H. A. The new Britton and Brown Illustrated Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Ed. 2. Lancaster, Penna, 1958. Vol. 2. 655 p.

Gleason H. A., *Cronquist A.* Manual of vascular plants of Northeastern United States and adjacent Canada. Ed. 2. Bronx, New York, 1991. 910 p.

Graham S. A., *Wood C. E.* The genera of *Polygonaceae* in the Southeastern United States // J. Arn. Arbor. 1965. Vol. 46. P. 91—121.

Hämet-Ahti L., *Virrankoski V.* Chromosome numbers of some vascular plants of north Finland // Ann. Bot. Fenn. 1970. Vol. 7. 2. P. 177—181.

Hultén E. Atlas of the distribution of vascular plants in NWEurope. Stockholm, 1950. Vol. 119. 512 p. + maps.

Hultén E. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections // Kungl. Sv. Vetensk. Handl. Tjärde Serien. 1958. Ser. 4. Bd 7. N 1. 340 p.

Hylander N. Nordisk Karlväxtflora. Stockholm, 1966. Bd 2. 456 p.

Karlsson T. Polygonum L. // Flora Nordica. Stockholm, 2000. Vol. 1. P. 254—273.

Koch W. D. J. Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. Francfurti ad Moenum. 1937. T. 2. 844 p.

Lange J. Conspectus Florae Groenlandicae // Meddelelser Gronland. 1880. Vol. 3. Pt 1. P. 1—214.

Lid J. Norsk Flora. Ed. 2. Oslo, 1952. 771 p.

Lid J., Lid D. T. Norsk Flora. Ed. 6. Oslo, 1994. 1014 p.

Lindman C. A. M. Wie ist die Kollektivart *Polygonum aviculare* zu spalten? // Svensk. Bot. Tidskr. 1913. Bd 6. H. 3. S. 673—696.

Link H. F. Fortsetzung der vorlänfigen Nachricht von einen botanishen Reise nach Portugal // Schrader J. Bot. 1800 (1801). Bd 1. H. 1. S. 47—61.

Link H. F. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis altera. Berolini, 1821. Vol. 1. Pars 1. 458 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Lousley J. E., Kent D. H. Docks and knotweeds of the British Isles // Bot. Soc. British Isles. London, 1981. 205 p.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomic studies on boreal plants. I. Some observations on Swedish and Icelandic plants // Kgl. Fysiograf. Sällskap. Lund. Förh. 1942. Bd 12. N 6. S. 1—19.

Löve A., Löve D. Chromosome numbers of Northern plant species // Iceland University. Institute of Applied Sciences. Reykjavik. Dept. of Agriculture, Reports. Ser. B. 1948. N 3. P. 1—131.

Löve A., Löve D. Chromosomes and taxonomy of Eastern—North American *Polygonum* // Can. J. Bot. 1956a. Vol. 34. N 4. P. 501—521.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomic conspectus of the Icelandic flora // Acta Horti Gotoburg. 1956b. Vol. 20. N 4. P. 65—291.

Löve A., Ritchie J. C. Chromosome numbers from central northern Canada // Can. J. Bot. 1966. Vol. 44. N 4. P. 429—439.

Nordhagen R. Studies on *Polygonum oxyspermum* Mey. et Bunge., *Polygonum raii*, and *P. raii* subsp. *norvegicum* Sam. // Norske Vidensk. Akad. 1. Oslo. Mat-Nat. Kl. Ny Serie. 1963. N 5. P. 3—34.

Pauwels L. Études critiques sur quelques *Polygonum* de Belgique // Bul. Soc. Roy. Bot. Belg. 1959. Vol. 91. N 2. P. 291—297.

Queiros M. Numeros chromosómicos para a flora Portuguesa. 64—85 // Bol. Soc. Broter. Ser. 2. 1983. Vol. 56. P. 79—98.

Rieseberg L. H. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // Am. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 7. P. 944—953.

Rieseberg L. H., Carney S. E. Plant hybridization // New Phytologist. 1998. Vol. 140. P. 599—624.

Robinson B. L. The New England *Polygonums* of the section *Avicularia* // Rhodora. 1902. Vol. 4. P. 65—73.

Samuelsson G. Polygonum oxyspermum Mey. et Bge. und *P. raii* Bab. ssp. *norvegicum* Sam. n. spsp. // Acta Horti Bergiani. 1931. Bd 11. N 2. S. 67—80.

Scoggan H. J. The flora of Canada. Ottawa, 1978. Pt 3. 1115 p.

Scholz H. Bestimmungsschlüssel für die Sammelart *Polygonum aviculare* L. // Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. 1960. S. 180—183.

Small J. K. Notes on some of the rare species of *Polygonum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1894. Vol. 21. P. 476—482.

Small J. K. A Monograph of the Northern American species of the genus *Polygonum* // Mem. Dept. Botany. Columbia College. 1895. Vol. 1. 183 p.

Styles B. T. The taxonomy of *Polygonum aviculare* and its allies in Britain // Watsonia. 1962. Vol. 5. Pt 4. P. 177—214.

Uotila P., Pellinen K. Chromosome numbers in vascular plants from Finland // Acta Bot. Fenn. 1985. Vol. 130. P. 1—37.

Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 76—80.

Webb D. A., Chater A. O., Akeroyd J. R. Polygonum L. // Flora Europaea. Ed. 2. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 91—97.

Wolf S. J., McNeill J. Synopsis and achene morphology of *Polygonum* section *Polygonum* (*Polygonaceae*) in Canada // Rhodora. 1986. Vol. 88. N 856. P. 457—479.

Wolf S. J., McNeill J. Cytotaxonomic studies on *Polygonum* section *Polygonum* in eastern Canada and the adjacent United States // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 647—652.

SUMMARY

Distribution, ecology and morphological variation of *P. boreale* and its supposed parents — *P. aviculare*, on the one hand, and *P. raii* subsp. *norvegicum*, on the other hand were under consideration. Mean values of the most features differentiate *P. boreale* from the both. *P. boreale* is similar

to *P. raii* subsp. *norvegicum* by the size of bottom leaves and perianth, to *P. aviculare* by fruit colour, fruit surface and length of fruit top protruding from the perianth. *P. boreale* has intermediate length of bracts, fruits and perianth tube, higher bract index and longer perianth lobes, but lower mean number of stamens. According to the results of PCA and DA, the group *P. raii* subsp. *norvegicum* is well separated from *P. aviculare* and *P. boreale* groups. *P. boreale* is situated between *P. aviculare* and *P. raii* subsp. *norvegicum*, but closer to *P. aviculare.* Chromosome numbers of *P. boreale*, varying from 20 to 40, may be the result of hybridization of *P. aviculare* to *P. raii* subsp. *norvegicum*, incomplete conjugation of chromosomes in hybrids and partial loss of them. The results give the evidence of hybrid origin of *P. boreale* at the White Sea by crossing of *P. aviculare* and *P. raii* subsp. *norvegicum.*

УДК 504.54 : 581.5 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© **А. А. Аванесова**

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТРЕЛЕЦКОЙ СТЕПИ (ЦЕНТРАЛЬНОЧЕРНОЗЕМНЫЙ ЗАПОВЕДНИК) ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ОХРАНЫ

A. A. AVANESOVA. DYNAMICS OF VEGETATION IN STRELETSKAYA STEPPE (CENTRAL-CHERNOZEM RESERVE) UNDER DIFFERENT CONSERVATION REGIMES

Курский государственный педагогический университет
305000 Курск, ул. Радищева, 33
Факс (0712) 56-84-61
E-mail: kgpu@pub.sovtest.ru

Поступила 07.10.2002
Окончательный вариант получен 05.09.2003

Рассмотрены степные фитоценозы Стрелецкого участка Центральночерноземного биосферного заповедника. Дана сравнительная оценка косимого и заповедного режимов охраны. Выделены 4 фазы сукцессий на абсолютно заповедных участках. Установлена современная фаза редколесья в Стрелецкой степи.

Ключевые слова: Центральночерноземный заповедник, степные фитоценозы, динамика растительности, редколесье Среднерусской лесостепи, сукцессии, режимы охраны.

Центральночерноземный биосферный заповедник (ЦЧБЗ), созданный в 1935 г., в настоящее время состоит из 6 участков: Стрелецкого, Казацкого, Букреевы Бармы, Баркаловка, Зоринские болота, Пойма Псла, расположенных от 18 до 120 км друг от друга в юго-восточной части Курской обл. Площадь заповедника составляет 5287.4 га, из них 36 % составляют леса и кустарники и 44 % — степи (Власов, 2001).

С 1935 г. перед заповедником были поставлены задачи сохранения целинных степных участков в их сочетании с лесами всех типов, как комплексов природных северных степей, для изучения степных биоценозов, взаимоотношений между лесом и степью (Алехин, 1940).

Деятельности заповедника, широко известного как у нас в стране, так и за рубежом, посвящено много работ (Алехин, 1940; Прозоровский, 1940; Зозулин, 1950; Голубев, 1960, 1962; Рябов, Семенова-Тян-Шаньская, 1976; Краснитский, 1983; Малешин, 1994; Власов, 2001).

При создании заповедника В. В. Алехиным были определены основные режимы охраны степных фитоценозов: абсолютно заповедный, пастбищный, сенокосный. Позднее эти режимы были несколько изменены. За время существования заповедника изучалось около 12 различных вариантов этих режимов (Собакинских, 2001). В настоящее время на плакорах Стрелецкой степи некосимые участки занимают 122.1 га, сенокосооборотные с пятилетней ротацией — 267.6, сенокосооборотные с десятилетней ротацией — 181.6, ежегоднокосимые — 84.5, пастбищные — 74.4 га (Золотухин, Золотухина, 2000).

Цель данного исследования — анализ изменений фитоценозов Стрелецкой степи под влиянием различных режимов охраны, их современного состояния и оценки режимов охраны. Это соответствует задачам, стоящим перед заповедником.

Материал и методика

Исследования проводились в степных фитоценозах Стрелецкого участка Центральночерноземного заповедника в условиях режима периодического (десятилетний сенокосооборот) кошения (РПК) и режима некосимого «абсолютно заповедного» (РАЗ). Площадки выбирались в сходных экологических условиях на плакорах в западной части Стрелецкой степи, в кварталах 19 и 20, где ранее проводились исследования различными авторами и расположен некосимый и невыпасаемый участок (РАЗ), который в заповеднике значится под № 1. При исследовании фитоценозов рассматривались аспективность, видовая насыщенность, биологическая продуктивность надземной фитомассы.

Аспективность изучалась на Стрелецком участке в условиях РПК и РАЗ с апреля по октябрь 2001 г. Видовая насыщенность степных фитоценозов определялась на метровых квадратах.

Стандартные геоботанические описания проводились на пробных площадках в квартале 19 вдоль восточной разделительной черты косимой и некосимой частей в степных фитоценозах РАЗ (описания № 3, 4, 10, 11), РПК (описания № 1, 2, 9, 12). Также были заложены площадки с РПК в квартале 20 у куртины с пионом, близ первого отвершка Петрина лога (описания № 5, 6, 7, 8). Всего было заложено 12 площадок по 100 м^2, на которых проводились геоботанические описания в июне и июле (см. таблицу). Обилие растений рассматривалось по шкале Друде. По данной шкале на абсолютно заповедных участках учитывались всходы деревьев и кустарников, входящих в травяной ярус. Название ассоциаций определялось по доминантам. На последнем месте в названии указывалось господствующее растение.

Определение продуктивности надземной фитомассы проводилось по укосам, взятым в условиях РПК и РАЗ. Срок взятия укоса определялся по разгару вегетации травостоя, когда в генеративную фазу переходит не менее 80 % видов сосудистых растений (фенологический максимум). С учетом отставания в развитии растений в условиях РАЗ укосы брались на участках с РПК 03.07.2001 и на участках с РАЗ 16.07.2001.

Пробы брались при помощи учетной рамки 0.25 м^2 в 8-кратной повторности. Укосы проводились на уровне почвы с выстриганием всех плотных дерновин. Подстилка и мох собирались в отдельные пакеты. Укосы разбирались в сыром виде на группы: злаки дерновинные, злаки корневищные и рыхлокустовые, бобовые, разнотравье, ветошь. Взвешивались сухие пробы укосов.

В центральной части некосимого участка № 1 для учета деревьев и кустарников была взята площадка в 500 м^2, размер которой обеспечивает выявление особенностей лесных фитоценозов (Сукачев и др., 1957). В пределах этой площадки были зафиксированы все деревья и кустарники, их горизонтальные проекции крон.

Показатели обилия сосудистых растений на пробных площадях Стрелецкой степи в 2001 г.

№ описания	2	1	9	12	5	6	7	8	3	4	11	10
Дата описания	08.06	08.06	30.06	03.07	30.06	30.06	30.06	30.06	15.06	15.06	30.07	30.07
Местонахождение (квартал)	19				20				19			
Ассоциация	Ковыльно-разнотравная	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсово-прямокострецовоярова	Разнотравно-прямокострецово-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Злаково-райграсовая	Ковыльно-безостокострецовая-райграсовая	Райграсово-среднепырейная	Райграсово-вейниковая
Режим	**РПК**								**РАЗ**			
	Обилие на пробных площадях в 100 м^2											
Корневищные и рыхлокустовые злаки												
1 *Agrostis vinealis*			sp		sol	sol	sol					
2 *Arrhenatherum elatuis*	sp	cop_2	cop_1	cop_1	cop_1	cop_1	cop_1	cop_1	soc	cop_1	cop_1	cop_1
3 *Brachypodium pinnatum*				sp								
4 *Briza media*	sp	sp	sp	sp	sp		cop_1	sp				
5 *Bromopsis inermis*	sol		un		un		un	un	sp	cop_1	sp	sol
6 *B. riparia*	sp	sol	cop_2	cop_1	sp	sp	cop_1	sp	un	sol	sp	sol
7 *Calamagostis epigeios*									sol	sp		cop_3
8 *Dactylis glomerata*	sol	sp	sol	sol	sp	sp		sol	sol			
9 *Elytrigia intermedia*	sp	sp	sp	sol	sol	sol	sol		sol	sol	cop_1	sol
10 *E. repens*												sol
11 *Festuca pratensis*	sol	sol	sol		sol	sol	sol	sp				
12 *Helictotrichon pubescens*	sp	sp	sol	sol	sol		sol	sol				
13 *Poa angustifolia*	sp	sp	sol	sol	sp	sp	sp	sol	sp	sp	sp	sp
Дерновинные злаки												
14 *Anthoxanthum odoratum*					sp		sol	sol				
15 *Festuca valesiaca*	sol	sp		sol	sol	sol	sol	sol				
16 *Helictotrichon schellianum*		sp				sol		sol				

17	*Koeleria cristata*	sol	sp	sp	sol	sp	sp	sp	sp				
18	*Phleum phleoides*	sol		sol				sol					sol
19	*Stipa dasyphylla*		sol										
20	*S. pennata*	cop$_1$	sp	sol	sp	sol	un	sol	sol	sol	sp	sol	sol
21	*S. tirsa*	sp	sp	sol	sol	un	sol	sol	sol			un	un
	Осоки												
22	*Carex caryophyllea*	un		un		sol	sol		sol				
23	*C. humilis*	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol				
24	*C. michelii*	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol			sol	sol	sol
25	*C. praecox*				sol		sol						
	Бобовые												
26	*Amoria montana*	sp	sp	sp	sp	cop$_1$	cop$_1$	sp	sp				
27	*A. repens*	sol			sol				un				
28	*Anthyllis macrocephala*	un	un	sol	un	sol	sp	sp	sp				
29	*Astragalus danicus*	sol	un	sol		sol	sol						
30	*Chrysaspis aurea*			sol		sp	cop$_1$	sp	sol				
31	*Lathyrus lacteus*	sol	sol	sol		un	sol	sol	sol	un			
32	*Lotus corniculatus*					un							
33	*Medicago falcata*	un	sol	sol	sp	un							
34	*Onobrychis arenaria*	sol	un	sp	sp	sol	sp	sp	sp			sol	
35	*Securigera varia*	un	sol	sp	un							sp	
36	*Trifolium alpestre*	sol	un	sol	sp					un	un	sp	un
37	*T. pratense*	sol	sol	sol		sol	sol	sol	sol		un		
38	*Vicia tenuifolia*	sp	cop$_1$	cop$_1$	cop$_1$	sol	sp	sp	sp		sp		sp
	Разнотравье												
39	*Achillea millefolium*	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol			
40	*Acinos arvensis*			sol		sol	sol	sol	sol				
41	*Adonis vernalis*	un	un	sol	sol	sol	sol	un	sol	un	un	sol	un
42	*Agrimonia asiatica*											cop$_1$	sp
43	*Ajuga genevensis*					un	un		un				
44	*Allium oleraceum*			un			un	un				sol	sol
45	*Androsace septentrionalis*						un	sol					
46	*Anemone sylvestris*	un			sol	sol				sol	sol	un	sol
47	*Anthemis tinctoria*				sp								

Продолжение таблицы

	№ описания	2	1	9	12	5	6	7	8	3	4	11	10
	Дата описания	08.06	08.06	30.06	03.07	30.06	30.06	30.06	30.06	15.06	15.06	30.07	30.07
	Местонахождение (квартал)	19				20				19			
	Ассоциация	Ковыльно-разнотравная	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсово-прямокострецово-яровая	Разнотравно-прямокострецово-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Злаково-райграсовая	Ковыльно-безостокострецовая-райграсовая	Райграсово-среднепырейная	Райграсово-вейниковая
	Режим	**РПК**								**РАЗ**			
		Обилие на пробных площадях в 100 м^2											
	Разнотравье												
48	*Anthriscus sylvestris*									un			
49	*Anthericum ramosum*	sol	sp	sol	sol	sol	sol			sol		sp	
50	*Arenaria uralensis*	sol	sol					sol					
51	*Artemisia absinthium*					un							
52	*A. vulgaris*							un					
53	*Asparagus officinalis*	un				sol				un	un	un	un
54	*Asperula cynanchica*			sol		sol	sol	sol	sol				
55	*Bunias orientalis*	un	un	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sp	un
56	*Campanula bononiensis*	un	un	un	sol						sol		
57	*C. glomerata*				sol								
58	*C. patula*	un		un		un	un						
59	*C. persicifolia*	un	sol	sol		sp	sp	sp	cop		sol	sol	
60	*C. rotundifolia*	un											
61	*C. sibirica*	un	sol	sol	sol								
62	*Carduus hamulosus*							un					
63	*Centaurea jacea*	sol	sol	sol		sol	un	un	sol				
64	*C. sumensis*	un	sol		sol			sol					
65	*C. scabiosa*	sp	sp	sol	sp	sol	sol	sol	sp				

66	***Cerastium holosteoides***			sol		sol		sol	un				
67	*Cirsium setosum*	un	cop$_1$							sol	sol		
68	*C. polonicum*								un	un			
69	*Convolvulus arvensis*	sol	un	sol	sp						sol	sol	sp
70	*Delphinium cuneatum*	sp	sp	sol	sol	sol	un	sol	sp	un			un
71	*Draba sibirica*		sp	sol		sp	sp	sol	sol				
72	*Dracocephalum ruyschiana*				sol				sol				
73	*Echium russicum*	sol	sol	un	sol		un		un				
74	*Eremogone micradenia*					sol	sol	sol					
75	*Erigeron acris*			un									
76	*Euphorbia semivillosa*	sol	sol	un	sol					sol	sol		un
77	*E. subtilis*	un			sol	un	un	un	un	un	un		
78	*Falcaria vulgaris*	sol	sol	sol		sol	sol	sp				un	
79	*Filipendula vulgaris*	sp	sp		sp	sp	sp		sp	un	sol	sol	un
80	*Fragaria viridis*	sol	sol	sol		un	sol		sp	sol	sol	sol	sol
81	*Galium boreale*	sol				un				sol	sol	sol	sol
82	*G. mollugo*					sol	un	sol	sol	un			
83	*G. tinctorium*	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sp	sol	sol
84	*G. verum*	sp	sp	sol	sp	sp	cop$_1$	sol	sp	sol	sp	cop$_1$	sp
85	*Geniana cruciata*	un											
86	*Geranium sanguineum*	sol		sol	sol	un							un
87	*Hieracium bauhini*	sol	sol			sol		sol	sol				
88	*Hypericum perforatum*	sol	sol			sol	sol	un		sol	un	sol	
89	*Hyacinthella leucophaea*		un										
90	*Inula hirta*	sol	un		sol				un		un	un	un
91	*I. salicina*									sp			
92	*Iris aphylla*	sol	sol	un	un	sol	un	un	un				
93	*Jurinea arachnoidea*		un										
94	*Knautia arvensis*	sp	sol	sol		sol	sp	sp	sol	un	sol		
95	*Leontodon hispidus*	sol	cop$_1$	sp	sol	sp	sp	sp	sp				
96	*Leucanthemum vulgare*	sol	sol	sol	un	sp	cop$_1$	sp	sp				
97	*Linaria vulgaris*			un								un	
98	*Linum perenne*	sol	sol			sol		sol					
99	*Luzula pallidula*			sol									
100	*Melampyrum argyrocomum*	un			sp		sol	sol	sol		sp		

Продолжение таблицы

	№ описания	2	1	9	12	5	6	7	8	3	4	11	10
	Дата описания	08.06	08.06	30.06	03.07	30.06	30.06	30.06	30.06	15.06	15.06	30.07	30.07
	Местонахождение (квартал)	19				20				19			
	Ассоциация	Ковыльно-разнотравная	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсово-прямокострецовояровая	Разнотравно-прямокострецово-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Злаково-райграсовая	Ковыльно-безостокострецовая-райграсовая	Райграсово-среднепырейная	Райграсово-вейниковая
	Режим	**РПК**								**РАЗ**			
	Разнотравье	Обилие на пробных площадях в 100 м²											
101	*Melampyrum cristatum*	sol	un	un		sol	sol	sol	sol		un		un
102	*Melandrium album*			sp									un
103	*Myosotis popovii*					sol	sol	sol	sol				
104	*Nonea rossica*	un		un		un	sol	un	un	un			
105	*Odontites vulgaris*		un		sp	un	un	un	un				
106	*Paeonia tenuifolia*	un				sp	sp	sp	sp				
107	*Pedicularis kaufmannii*	sol	un		sol		sol	sol	sol				
108	*Peucedanum oreoselinum*	un								sol	sol	un	un
109	*Phlomoides tuberosa*	sp	sol	un	sp	sol	sol	sol	un	sol	sol	sol	sol
110	*Picris hieracioides*				sp	sol							
111	*Plantago lanceolata*	sol	sp	sp		sol	sol	sol	un				
112	*P. major*						sol						
113	*P. media*	un		sp	sol	sol	sol	sol	sol				
114	*P. urvillei*	sol						sol					
115	*Polygala comosa*	sol	sol	un		sol		sol	sol				
116	*Polygonatum odoratum*		un				un	un	un	sol	sol	un	sol
117	*Potentilla alba*		un			sol	sol	sol	sol		un		un
118	***P. argentea***						**un**		**sol**				

119	***P. heptaphylla***	sol	sp	sol	un	sol	sol	sol	sol				
120	*Primula veris*	cop_1	cop_1	sp	sp	cop_1	cop_1	sp	sp	sol	sol	sp	sol
121	*Prunella grandiflora*	sol		sol	sp	sol		sol	sol				
122	*Pulmonaria angustifolia*					un		un					
123	*Pulsatilla patens*		un	sol	sol	sol				un	un		
124	*Pyrethrum corymbosum*									sol			
125	*Ranunculus polyanthemos*	sol	sp			sp	sp	sp	sol				
126	*Rhinanthus aestivalis*					sol	cop_1	sol	sol				
127	*Rumex acetosa*				sol	un	sol	sol	sol	un	un		un
128	*R. acetosella*					un	un	un					
129	*R. confertus*											un	
130	*Salvia pratensis*	cop_1	cop_1	sp	sp	sp	sp	sp	sp				
131	*Scabiosa ochroleuca*					un	sol						
132	*Scorzonera purpurea*	sp	sp	sol		sol		sol		un	un		
133	*Senecio jacobaea*			sol									
134	*Seseli libanotis*	un	un					un					
135	*Serratula lycopifolia*	cop_1			sol	sol	sol	sol		sol	un		
136	*S. tinctoria*										un	un	
137	*Silene nutans*	un		sol					sol				
138	*Solidago virgaurea*				un								
139	*Stachys officinalis*	sol	un	sp	sol	un	sol	un		sol	sol	sol	sol
140	*S. recta*	sp	sp	sol	sol	sp	cop_1	sp	sp		sol	sol	
141	*Stellaria graminea*		sol	sol		sp	sp	sp	cop_1		sol	sol	un
142	*Steria viscaria*						un						
143	*Tanacetum vulgare*						un						
144	*Taraxacum officinale*	un	sol					sol	sol	un			
145	*Tephroseris czernjaevii* *	sol	sol			sol		sol	sol				
146	*Thalictrum flexuosum*	sol		sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	un		sp
147	*T. simplex*					un			un	sol		sol	
148	*Thesium ebracteatum*			sol		sol							
149	*T. arvense*	un	un										
150	*Thymus marschallianus*	sol	sol	sol	sol	un		sol	sol	un		sp	
151	*Trinia multicaulis*	un	un	un									
152	*Trommsdorfia maculata*	un			sol								
153	*Turritis glabra*	sol				un							

Продолжение таблицы

	№ описания	2	1	9	12	5	6	7	8	3	4	11	10
	Дата описания	08.06	08.06	30.06	03.07	30.06	30.06	30.06	30.06	15.06	15.06	30.07	30.07
	Местонахождение (квартал)	19				20				19			
	Ассоциация	Ковыльно-разнотравная	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсово-прямокострецовояровая	Разнотравно-прямокострецово-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Разнотравно-райграсовая	Злаково-райграсовая	Ковыльно-безостокострецовая-райграсовая	Райграсово-среднепырейная	Райграсово-вейниковая
	Режим	**РПК**								**РАЗ**			
	Разнотравье	Обилие на пробных площадях в 100 м^2											
154	*Valeriana rossica*	un	un			sol	sol	sol	sol				
155	*Veratrum nigrum*	un	sol	un	sol			un		sol			
156	*Verbascum lychnitis*				sol	un			un				
157	*Veronica jacquinii*	sol	sp	sol		sol	sol	sol	sol		un		
158	*V. chamaedrys*	sp	sp	sol		sol	sol	sol	sol	sol			
159	*V. incana*									sp			
160	*V. prostrata*	sol					un	un					
161	*V. spuria*											sp	
162	*Vincetoxicum hirundinaria*		un	sol	sol	sol		sol	un	sol	sol	sp	sol
163	*Viola rupestris*	sol	sp	sol		sol	sol	sol	sol				
164	*V. hirta*	sol	sp	sol	sp	sol	sol	sol	sol			sol	
	Деревья и кустарники												
165	*Acer negundo*									un			
166	*A. tataricum*									un			
167	*Chamaecytisus ruthenicus*		sol	sp	sol								
168	*Crataegus curvisepala*									un			
169	***Prunus spinosa***									**sol**	**sol**		

170	*Pyrus communis*									sol			
171	*P. pyraster*									un			
	Количество видов	102	89	88	72	102	88	95	87	56	48	43	41

Примечание. Названия растений приведены в основном по сводке С. К. Черепанова (1995). * — по списку растений для плакоров Стрелецкой степи (Золотухин, Золотухина, 2000); РПК — режим периодического кошения; РАЗ — режим абсолютного заповедания.

Результаты и обсуждение

Видовой состав, состояние и изменения, происходящие на косимых и некосимых участках в кварталах № 19, 20, ранее изучались многими авторами (Алехин, 1909, 1935; Прозоровский, 1940; Зозулин, 1955; Голубев, 1962, 1965; Дохман, 1965; Рэдулеску-Иван, 1965, 1966; Семенова-Тян-Шаньская, 1966; Петрова, 1990).

В описаниях систематического состава фитоценозов Стрелецкой степи (Вальтер, Алехин, 1936; Алехин, 1951; Walter, 1968) приводится список 118 видов: 14 видов злаков, 4 — осок, 14 — бобовых, 85 — разнотравья и 1 вид мха. С отметкой «обильно» (cop) из злаков указаны *Festuca valesiaca* Gaudin s. l., из осок — *Carex humilis* Leyss., из бобовых — *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Amoria montana* (L.) Soják, из разнотравья — *Trommsdorfia maculata* (L.) Bernh., *Filipendula vulgaris* Moench, *Leucaunthemum vulgare* Lam., *Tragopogon orientalis* L. s. l., *Viola rupestris* F. W. Schmid и мох *Tuidim* sp. Анализируя состав и аспекты косимой с выпасом по отаве степи, Алехин (1951) называет Стрелецкую степь красочно-разнотравной с широколистными злаками. На площадке около первого некосимого участка (19 квартал) в степных фитоценозах Алехин (1935) отмечал на 1 м² около 80 видов.

С введением режимов охраны с 1935 г. после создания заповедника степные фитоценозы стали изменяться в зависимости от режимов охраны. В изученных Алехиным участках начали практиковать режим абсолютно заповедный и периодически косимый.

Исследование этих участков через 5 лет после заповедания показало, что на первом этапе участки с РАЗ отличались от участков с РПК, растительный покров стал более однообразным, менее красочным (Прозоровский, 1940).

Видовая насыщенность на 1 м² составляла 46 видов. Увеличилась насыщенность корневищными и рыхлокустовыми злаками (*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *H. schellianum* (Hack.) Kitag., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *B. inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca pratensis* Huds., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa angustifolia* L.). Появились в травостое *Briza media* L. и *Dactylis glomerata* L. Типчак (*Festuca valesiaca*) уменьшил обилие. Ковыли встречались единично. Уменьшили видовую насыщенность бобовые, не были зарегистрированы *Astragalus danicus* Retz., *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Lotus corniculatus* L. s. l. Уменьшилось участие разнотравья. Не были обнаружены на некосимых участках *Erysimum hieracifolium* L., *Carduus thoermeri* Weinm., *Cerastium holosteoides* Fries, *Rumex acetosa* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. Число экземпляров незабудки, шалфея, фиалки на 1 м² уменьшилось. Уменьшили обилие *Leucanthemum vulgaris*, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Ranunculus polyanthemos* L. Некоторые экземпляры разрослись огромными кустами: зафиксированы экземпляры *Medicago falcata* L. s. l., развившие до 43 побегов у одного растения при диаметре куста до 1—2 м; *Adonis vernalis* L. — до 46 побегов при диаметре 70—100 см. Типичное развитие наблюдалось у *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Stachys recta* L., *Onobrychis arenaria*. Большого размера достигали заросли

Thalictrum flexuosum Bernh. ex Reichenb. (6—10 м^2), *Vicia tenuifolia* Roth (3—5 м^2), *Linum perenne* L. (2—7 м^2), *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC., *Falcaria vulgaris* Bernh. Средняя видовая насыщенность на 1 м^2 составляла 46 видов (Прозоровский, 1940).

В 1960-е годы в 19-м и 20-м кварталах разница между абсолютно заповедным и косимым участками усилилась (Рэдулеску-Иван, 1965). Абсолютно заповедные участки стали еще менее красочными, общим доминантом на всех участках стал кострец береговой (*Bromopsis riparia*). Уменьшилась видовая насыщенность до 34 видов на 1 м^2. Увеличили обилие и стали доминировать *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Stipa pennata* L. Содоминантами из разнотравья стали *Vicia tenuifolia*, *Achillea millefolium* L. s. l., *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Galium verum* L. s. l., *Salvia pratensis* L. На участках появились не очень часто встречающиеся виды — *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Stipa tirsa* Stev. Продолжало уменьшаться количество однолетников, сорняков. На абсолютно заповедных участках наблюдалась разнотравно-прямокострово-ковыльная ассоциация с 130—62 видами на 100 м^2 и разнотравно-прямокостровая с 82—54 видами.

Постепенно произошло заковыление (увеличение дерновин и их численности) при одновременном развитии и корневищных злаков (Дохман, 1965, 1967, 1968). При этом косимые участки мало изменились.

И. Ф. Петровой (1990), которая исследовала изменения фитоценозов в 1980—1982 гг., отмечались многочисленные изменения видового состава на плакорах Стрелецкой степи. Изучаемые нами фитоценозы в 19-м квартале отмечались как наземно-вейниковая ассоциация на участках с РАЗ и безостокострецовая ассоциация на участках с РПК. Доминирующим видом вне балочных пространств назван вейник (*Calamagrostis epigeios*). Видовая насыщенность в это время на участках с РАЗ составляла 32 вида на 1 м^2.

По нашим наблюдениям косимые и некосимые фитоценозы в настоящее время резко различались на протяжении всего вегетационного периода. В начале апреля на участках с РАЗ наблюдалась бурая прошлогодняя листва злаков (ковыля и вейника), образовавшая плотную «крышу», над которой пробивались небольшие зеленые побеги, в то время как на косимой степи было больше зелени (розеток ковылей, типчака, таволги и других растений), среди которой развивались одиночные, начинающие зацветать, *Pulsatilla patens* и *Adonis vernalis*.

К концу апреля, когда вся косимая степь зазеленела, зацвели примулы, крупка, фиалки, вся косимая степь стала зеленовато-желтой, некосимая степь оставалась еще бурой. Только к концу мая зазеленела и некосимая степь. На протяжении всего вегетационного периода косимая и некосимая степи отличались своими аспектами: цветение и развитие растений на некосимых участках запаздывало.

Некосимые участки кроме смены аспектов отличались еще и более высоким травостоем. Например, райграс в пору своего цветения на некосимом участке достигал 150—160 см, а на косимом — 100—120 см. Некосимые участки отличались также преобладанием злаков.

В 20-м квартале косимой степи интересно разрастание пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.). Он здесь самоподдерживается за счет вегетативного разрастания и семенного возобновления. Данная куртина была обнаружена еще В. М. Покровской в 1935 г., о чем упоминает Алехин (1940). В то время она была 1.5 м длиной и 0.5—0.75 см шириной. В настоящее время она разрослась, составляет около 5 м^2 и состоит из 3—5 больших кустов. Вокруг на площади 400 м^2 наблюдалось 8 цветущих однопобеговых молодых растений и 30 однопобеговых вегетативных

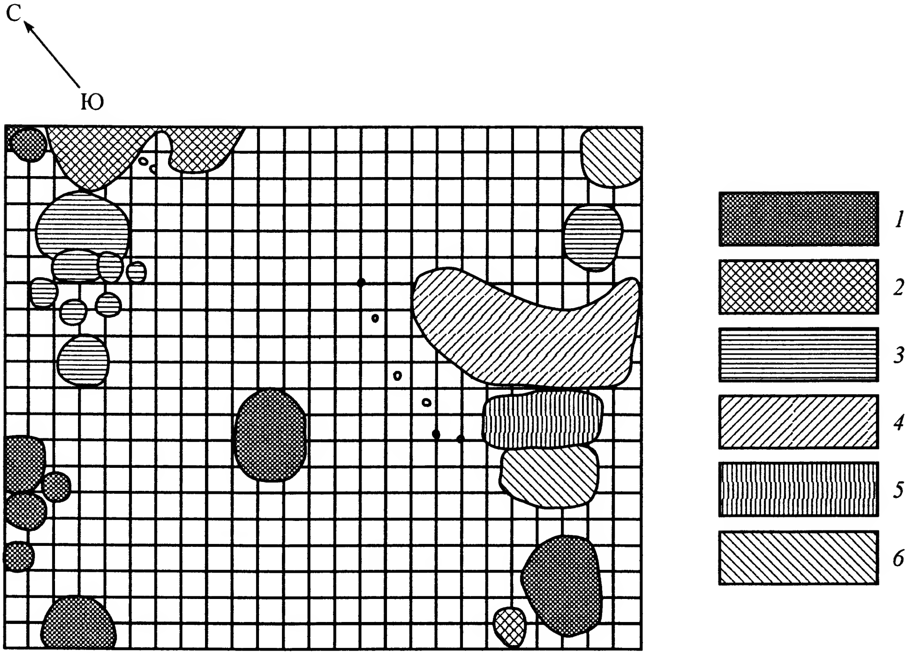


Рис. 1. Проективное покрытие древесно-кустарниковых видов на площадке 500 м^2 некосимого участка (19-й квартал) Стрелецкой степи.

1 — боярышник, *2* — терн, *3* — груша, *4* — малина, *5* — яблоня, *6* — клен.

семенного происхождения. Есть еще и 10 растений в 19-м и 20-м кварталах, удаленных от куртины. Здесь в 1953—1955 гг. С. С. Левицкий, как указывалось в его дневнике, высеял более 120 семян пиона. В настоящее время эти экземпляры достигли возраста около 50 лет и возобновляются вегетативно, размножаются семенным путем. Они имеют диаметр около 1 м^2 с 10—15 генеративными побегами и высоту 80—100 см.

Во всех фитоценозах Стрелецкой степи, где нет покоса, появились деревья и кустарники. Это явление обращает на себя внимание как на абсолютно заповедных территориях, так и на пастбище.

Для учета деревьев и кустарников нами была выбрана пробная площадь в 500 м^2, наиболее типично отражающая современное состояние растительности в средней части некосимого участка № 1, относящегося к 19-му кварталу (рис. 1). На площадке оказались 5 экземпляров груши (*Pyrus pyraster* (L.) Burgsd.), 9 экземпляров боярышника (*Crataegus curvisepala* Lindm.), 2 экземпляра клена татарского (*Acer tataricum* L.), 1 яблоня (*Malus praecox* (Pall.) Borkh.), заросли терна (*Prunus spinosa* L.), малины (*Rubus idaeus* L.). Рядом с площадкой наблюдались еще и такие деревья и кустарники, как ясень пенсильванский, клен американский, калина, которые встречаются в недалеко расположенном лесном массиве «Декан».

В общей сложности, как показали обмеры крон и горизонтальные их проекции, деревья до 6—8 м выс. и кустарники до 1.5—2 м покрывали около 20 % площади.

Деревья и кустарники не указывались в 1940—1980-е годы на данных площадях. Их появление связано с занесением их на степные фитоценозы из близлежащих лесных массивов млекопитающими, птицами и ветром за последние годы. Эта новая особенность появления редколесья — важное современное явление, меняющее экологические условия фитоценозов. Редколесье создает условия затенения под кронами, что ведет к выпадению растений, приспособленных к открытым пространствам. Под кронами деревьев преобладают злаки, а в зарослях терна почти нет травянистых растений, лишь по краю зарослей наряду со злаками встречается изредка нецветущий лабазник обыкновенный с увеличенными в 2 раза листьями и горошек тонколистый с увеличенными листьями и уменьшенными соцветиями. Только около 80—90 % площади данного некосимого участка занято степными ассоциациями с преобладанием злаков, местами значительно засоренные бодяком и крапивой, которые не сдерживаются покосом и находят здесь благоприятные условия.

Можно предположить, что степные фитоценозы РАЗ будут заменены лесными сообществами на основании следующего. Среднерусская лесостепь на водоразделах характеризуется наличием как степных, так и лесных сообществ. История степного лесоразведения, опыты и наблюдения за развитием абсолютно заповедных степных участков, обобщенные еще Н. Ф. Комаровым (1951), говорят о возможности облесения фитоценозов с РАЗ. Работы Л. Г. Денисмана (1967) по раскопкам сурчин в урочище «Дуброшина» показывают, что территория «Дуброшины» ранее была степью. Современные работы по «Дальнему полю» Казацкой степи демонстрируют расширение лесных площадей (Рыжкова, Рыжков, 2001).

Есть и другое мнение о том, что редколесье не уступит место лесам, а восстановятся коренные степные фитоценозы (Дохман, 1967). Оно основывается на представлении о самобытности степи. Деревья в степи гибнут. Наблюдаются погибшие и гибнущие груши, бузина, дуб.

Вместе с экспансией деревьев и кустарников наблюдается изменение фитоценозов на участках с РАЗ.

На основании описаний фитоценозов и различных показателей состояния ассоциаций можно отметить существенные отличия фитоценозов РПК и РАЗ (см. таблицу).

За время существования заповедника в связи с изменением экологических условий (накоплением подстилки, изменением увлажнения и температурного режима на участках с РАЗ) степные фитоценозы с РАЗ и РПК стали отличаться по своему составу, обилию и встречаемости видов (см. таблицу).

На участках с режимом РПК встречаются разнотравно-злаковые ассоциации, а на участках с РАЗ — злаковые. Фитоценозы с РПК имеют 72—102 вида на 100 м^2 и 58—65 — на 1 м^2, в то время как фитоценозы с РАЗ имеют 41—56 видов на 100 м^2 и 23—33 на 1 м^2. Видовая насыщенность в фитоценозах с РАЗ почти в 2 раза меньше, чем в сообществах с РПК.

Сравнение видового состава на площадках в 100 м^2 показало отсутствие в фитоценозах с РАЗ 86 видов растений, относящихся главным образом к разнотравью (*Anthyllis macrocephala* Wend., *Clematis recta* L., *Astragalus danicus*, *Amoria montana*, *A. repens*, *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Salvia pratensis*, *Campanula patula* L., *Centaurea sumensis* Kalen., *Echium russicum* J. F. Gmel., *Draba sibirica* (Pall.) Thell. и др.), что и делает эти участки менее красочными. На этих же площадках распространились 16 видов, отсутствующих в фитоценозах с РПК. Это деревья и кустарники, указанные выше, а также высокие опушечные травы, лесные и луговые элементы (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Thalictrum simplex* L., *Serratula tinctoria* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Agrimonia asiatica* Juz.).

Отсутствующие в фитоценозах РАЗ растения различны по своим морфологическим и биологическим особенностям (Голубев, 1962, 1965; Падеревская, 1977, 1979). В основном выпадали розеточные многолетники (*Echium russicum*, *Hieracium bau-*

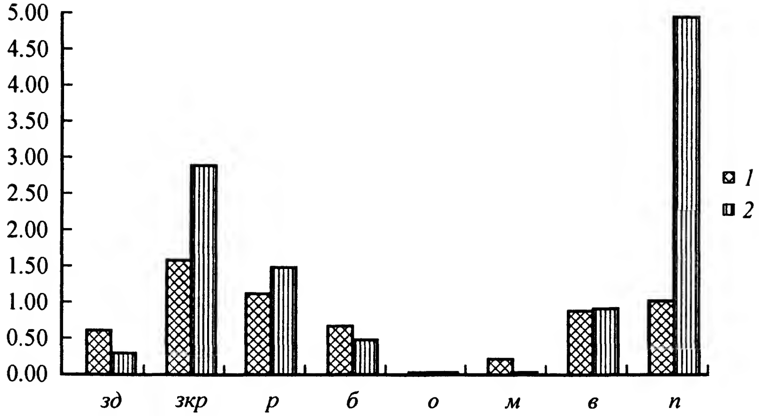


Рис. 2. Соотношение сухой массы хозяйственно-ботанических групп в фитоценозах косимой и некосимой степи, т/га.

б — бобовые, *в* — ветошь, *зд* — злаки дерновинные, *зкр* — злаки корневищные и рыхлокустовые, *м* — мхи, *о* — осоки, *п* — подстилка, *р* — разнотравье. *1* — косимая степь, *2* — некосимая степь.

hini Bess. s. l., *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Plantago lanceolata* L. s. l., *P. media* L., *P. urvillei* Opiz, *Salvia pratensis*, *Trommsdorfia maculata*), которые не выдерживают конкуренции со злаками, затеняющими их ассимилирующие органы. В связи с затенением выпадали также растения нижних травянистых ярусов (*Carex humilis*, *C. praecox* Schreb., *C. caryophyllea* Latourr., *Astragalus danicus*, *Amoria repens*, *Centaurea sumensis*, *Draba sibirica*, *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur, *Thesium arvense* Horvátovszky). Выпадали из травостоев РАЗ однолетники и малолетники, так как семенное возобновление их затруднено. Не встреченные в фитоценозах РАЗ растения принадлежат к разным экологическим типам: 24 — мезоксерофиты, 16 — эвримезофиты, 12 — ксеромезофиты, 10 — эвксерофиты, 8 — эвмезофиты. Небольшая часть из них (23) принадлежит к лугово-степному эколого-фитоценотическому типу (Рэдулеску-Иван, 1965; Дохман, 1968).

Главным образом уменьшили свое присутствие в фитоценозах с РАЗ разнотравье и бобовые.

Из злаков ковыль (*Stipa pennata*) встречается как на участках с РАЗ, так и на участках с РПК. Типчак (*Festuca valesiaca*) не встречается на участках с РАЗ. Он вытесняется путем затенения верховыми злаками, а семенное возобновление его затруднено из-за мощной подстилки. Верховой злак вейник (*Calamagrostis epigeios*) встречается только в фитоценозах с РАЗ, тогда как на сенокосах он угнетается покосом, и семена его там не успевают вызревать. За время существования режимов охраны существенно увеличилось присутствие райграса (*Arrhenatherum elatius*) в фитоценозах. Встречавшийся единично в 1940—1965 гг., в настоящее время он обильно представлен в фитоценозах как с РАЗ, так и с РПК. Стремительное распространение его следует связывать с общей мезофитизацией растительного покрова и с применением машинной технологии сеноуборки (Золотухин, Золотухина, 2001). Ко времени сеноуборки он успевает отцвести (при этом образует новый аспект по всей степи, не отмечавшийся ранее) и образовать большое количество семян.

Необходимо указать на отсутствие в описании, сделанном ранее (Алехин, Вальтер, 1936), райграса (*Arrhenatherum elatius*) и костреца берегового (*Bromopsis riparia*), которые в настоящее время встречаются обильно в фитоценозах с РАЗ и РПК.

Изменение видового состава и обилия растений подтверждается весовым участием в фитоценозах ботанических и хозяйственных групп (рис. 2). Общая продуктивность наземной фитомассы выше в фитоценозах с РАЗ за счет подстилки и составляет 110.5 ц/га, в то время как в фитоценозах РПК — 61 ц/га. Укосы показали, что во всех фитоценозах в настоящее время преобладают злаки над разнотравьем. На участках с РАЗ злаки составляют 31.7 ц/га, а разнотравье и бобовые — 19.6. На участках с РПК злаки составляют 21.8 ц/га, а разнотравье и бобовые — 17.6.

На основе анализа литературных, собственных данных за последние 65 лет можно выделить ряд фаз сукцессий растительности на участках с РАЗ. При определении временных границ учитывалось время описания исследователями фитоценозов, а за исходное — классическое описание Алехина (1935).

I (1935—1939 гг.). Фаза типчаково-разнотравная. Выпадение однолетников и малолетников, некоторое разрастание корневищных и рыхлокустовых злаков, уменьшение разнотравья при сохранении его господства; видовая насыщенность — 46 видов на 1 м^2 (Прозоровский, 1940).

II (1940—1964 гг.). Фаза прямокострецово-ковыльная. Господство злаков, заковыление и значительное уменьшение разнотравья; видовая насыщенность — 34 вида на 1 м^2 (Рэдулеску-Иван, 1965, 1967; Семенова-Тян-Шаньская, 1966; Дохман, 1968).

III (1965—1982 гг.). Фаза вейника наземного. Сохранение в небольшом обилии других злаков и дальнейшее уменьшение участия разнотравья; видовая насыщенность — 33 вида на 1 м^2 (Петрова, 1990; Собакинских, 2000).

IV (1983—2000 гг.). Фаза развития редколесья. Сохранение значительного обилия вейника, разрастание райграса, уменьшение участия разнотравья, появление синузий крапивы и бодяка; видовая насыщенность — 28 видов на 1 м^2.

Выводы

1. При сравнении фитоценозов с РАЗ в разные годы начиная с 1935 г. на протяжении периода заповедности прослеживаются 4 фазы сукцессии.
2. Смена фаз показывает, что степные фитоценозы с РАЗ в настоящее время сильно отличаются от первоначального состояния. РАЗ ведет к потере степных фитоценозов Среднерусской лесостепи, которые характерны для северных, луговых, красочно-разнотравных степей, и возникновению редколесья.
3. Степные фитоценозы при РПК сохраняют черты северных красочно-разнотравных степей, их видовой состав, основные аспекты. В них наблюдается лишь некоторое увеличение обилия и весового участия злаков.
4. Сохранение степных фитоценозов на плакорах Стрелецкой степи при РПК на больших площадях (533.7 га) в разных сенокосооборотах и в РАЗ (122.1 га) обеспечивает сохранение степных фитоценозов и изучение их изменений под влиянием различных режимов охраны.

Благодарности

Благодарю научного руководителя М. К. Пружина, а также В. Д. Собакинских, М. И. Падеревскую, А. А. Власова и О. В. Рыжкова за возможность обсуждать материалы исследования в ходе подготовки статьи к опубликованию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Очерк растительности и ее последовательные смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском // Тр. СПб. об-ва естествоисп. Отд. ботаники. 1909. Т. 40. Вып. 1. 112 с.

Алехин В. В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные // Уч. зап. МГУ. Биол. часть. 1935. Вып. 4. С. 113—179.

Алехин В. В. Флора Центральночерноземного заповедника // Тр. Центральночерноземного гос. заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 8—144.

Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1951. С. 274—283.

Алехин В. В., Вальтер Г. Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. 713 с.

Власов А. А. Роль Центральночерноземного заповедника в сохранении биологического разнообразия Курской области // Фитоценозы северной лесостепи и их охрана. Тула, 2001. С. 18—21.

Голубев В. Н. О перспективах научно-исследовательской работы в Центральночерноземном заповеднике // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1960. Вып. 6. С. 36—50.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1962. Вып. 7. 509 с.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Денисман Л. Г. История леса «Доброшина» по материалам изучения сурчин // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1967. Вып. 10. С. 101—108.

Дохман Г. И. Основная направленность восстановительного процесса растительности косимых участков степи Центральночерноземного заповедника // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1965. Вып. 9. С. 3—15.

Дохман Г. И. Самобытность лесостепи // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1967. Вып. 10. С. 3—16.

Дохман Г. И. Лесостепь европейской части СССР. М., 1968. 270 с.

Зозулин Г. М. Стрелецкая степь. Курск, 1950. 71 с.

Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центральночерноземном заповеднике // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1955. Вып. 3. С. 103—234.

Золотухин Н. И., Золотухина Н. И. Анализ динамики флоры Стрелецкой степи за 1900—1999 годы // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. Тула, 2000. Вып. 16. С. 41—58.

Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. 226 с.

Краснитский А. М. Проблемы заповедного дела. М., 1983. 192 с.

Малешин Н. А. Проблемы функционирования Центральночерноземного государственного биосферного заповедника им. проф. В. В. Алехина в современных социально-экономических условиях // Тез. всерос. научн. конф. «Экология и образование». Курск, 1994. С. 18—20.

Падеревская М. И. К вопросу о выборе системы жизненных форм для анализа растительности // Структура и динамика растительного покрова. М., 1977. С. 12—15.

Падеревская М. И. Список флоры Курской области. Курск, 1979. 108 с.

Петрова И. Ф. Тенденции изменения луговостепной растительности Центральной лесостепи. М., 1990. 205 с.

Прозоровский Н. А. Изменение растительности Стрелецкой степи при отсутствии пастьбы скота и сенокошения // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 162—212.

Прозоровский Н. А. К истории организации Центральночерноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. Курск, 1960. Вып. 6. С. 19—28.

Рыжкова Г. А., Рыжков О. В. Распространение древесно-кустарниковых видов на некосимых залежах Казацкого участка Центральночерноземного заповедника // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. Тула, 2001. Вып. 18. С. 94—224.

Рэдулеску-Иван Д. Материалы по структуре некоторых растительных сообществ и ассоциаций Стрелецкой степи // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1965. Вып. 9. С. 16—78.

Рэдулеску-Иван Д. Выявление фитоценотической роли различных видов в условиях сложного растительного покрова луговой степи // Тр. Центральночернозем. гос. заповедника. М., 1967. Вып. 10. С. 17—26.

Рябов В. А., Семенова-Тян-Шаньская А. М. Научная конференция «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР», посвященная 40-летию Центральночерноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1802—1807.

Семенова-Тян-Шаньская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 174 с.

Собакинских В. Д. Методика и результаты многолетних исследований луговых степей Центральночерноземного заповедника (1956—1998) // Тр. асс. особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2000. Вып. 1. С. 69—78.

Собакинских В. Д. Копулятивный принцип охраны луговой степи // Фитоценозы северной лесостепи и их охрана. Тула, 2001. С. 40—42.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 144 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Walter H. Die vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Jena. 1968. Bd 2. S. 588—679.

SUMMARY

The phytocoenoses of mown and non-mown sites of Streletsky section of Central-Chernozem Biospheric Reserve named after Professor V. V. Alekhin were studied. Some changes in their specific saturation, specific structure, weight participation of main economical botanical groups of plants of the studied phytocoenoses were established. There was an increase of grasses participation percentage and reduction of forbs, especially distribution of *Arrhenatherum elatius*, on the non-mown sites. During the last 30 years trees and bushes have appeared on the non-mown sites, a light forest has developed. On the base of both previous research data and original researches on the non-mown sites, 4 phases of succession were distinguished.

УДК 581.15 : 575.123 : 582.475.4(477) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© **И. И. Коршиков, Л. А. Калафат, С. Н. Тунда, Т. И. Великоридько**

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ *PINUS SYLVESTRIS* И *PINUS CRETACEA* НА УКРАИНЕ

I. I. KORSHIKOV, L. A. KALAFAT, S. N. TUNDA, T. I. VELIKORIDKO.
ALLOZYME VARIABILITY IN THE POPULATIONS OF *PINUS SYLVESTRIS* AND *PINUS CRETACEA* IN UKRAINE

Донецкий ботанический сад НАН Украины
83059 Донецк, пр. Ильича, 110
Тел. (0622) 94-12-80
E-mail: herb@herb.dn.ua

Поступила 30.07.2003

Проведен анализ степени генетического сходства и различий между *Pinus cretacea* и *P. sylvestris* на основе данных их аллозимной изменчивости по 22 изоферментным локусам. При сравнении 3 популяций *P. cretacea* и 7 популяций *P. sylvestris* на юго-востоке Украины выявлена аллельная и генотипическая гетерогенность по отдельным локусам. Однако генетическая дистанция (D_N) между популяциями этих таксонов оказалась невысокой, составив в среднем 0.020. Обнаруженные генетические различия не позволяют рассматривать *P. cretacea* в качестве самостоятельного вида, а лишь как экотип *P. sylvestris*, адаптированный к обнажениям древних карбонатных пород.

Ключевые слова: популяционно-генетическая изменчивость, дифференциация видов, юго-восток Украины, *Pinus cretacea*, *P. sylvestris*.

Таксономический ранг отдельных видов рода *Pinus* L. (*Pinaceae*) подвергается сомнению, оставаясь в течение продолжительного времени предметом дискуссий. В частности, неоднократно проводилась ревизия статуса *P. cretacea* (Kalinicz.) Kondr., которую отдельные ботаники рассматривают как самостоятельный вид (Кондратюк, 1960; Машкин, 1971; Артамонов, 1989), другие же считают ее экотипом или формой *P. sylvestris* L., произрастающей на меловых отложениях (Сукачев, 1938; Правдин, 1964; Бобров, 1978; Чернодубов, 1996). Для решения вопросов систематического статуса таких близких критических таксонов возникает постоянная необходимость в выявлении и использовании новых признаков, которые точнее подтверждали бы их различия или сходство. В качестве новых диагностических признаков для видов рода *Pinus* рекомендованы метрические характеристики и особенности морфологического строения репродуктивных структур (микростробилов, микроспорофиллов — Орлова, 2000) и вегетативных органов (главным образом побегов — Орлова, 2001).

В систематике и при анализе филогенетических взаимоотношений таксонов уже давно и эффективно используются белки как диагностические признаки. Преимущество белков в таком анализе заключается в том, что, будучи первичными продуктами генетического кода, они с заметно более высокой степенью точности, чем морфологические признаки, отражают особенности генотипа. В отличие от этих признаков конституционные белки и моногенно наследуемые изоферменты фенотипа не изменяются под влиянием природно-климатических факторов и ценотических условий (Алтухов, 1989). Такая стабильность белков позволяет эффективно применять их в качестве маркеров генотипа и на этой основе определять уровень популяционной, видовой изменчивости и степень сходства или родства разных видов (Алтухов, 1989; Коршиков и др., 2002).

Цель нашей работы — анализ степени сходства и различий близких таксонов *P. cretacea* и *P. sylvestris* на основании данных аллозимной изменчивости в их популяциях общего ареала на Украине.

Материал и методика

Объектами исследований явились 3 популяции *Pinus cretacea* ($Б_1$, $Б_2$, $Б_3$), произрастающие в Национальном парке «Святые горы» (Донецкая обл., Украина) на обнажениях древних осадочных карбонатных пород правого берега р. Северский Донец. Генетическую изменчивость *P. sylvestris* изучали в 4 популяциях в степной зоне, 2 из которых (В и Г) находились в Кременском лесничестве Луганской обл., а еще 2 (И и ИХ) — в лесничествах Харьковской обл. 3 из этих популяций (И, В, Г) были приурочены к песчаным боровым террасам левого берега р. Северский Донец. В лесостепной зоне исследовали 3 популяции *P. sylvestris* в Сумской обл. — Сейм (Сем), Мутин бор (МБ) и Тростянец (Тр). В этих популяциях исследовали от 22 до 54 наиболее возрастных деревьев (80—100 и более лет), с которых в ходе специальных экспедиций был собран семенной материал для последующего электрофоретического анализа ферментов. Их использовали для изоферментного маркирования изучаемых растений. Первоначально был определен генетический контроль 10 генферментных систем *P. cretacea* и *P. sylvestris*. Для этого из тканей гаплоидного эндосперма семян экстрагировали трис-глициновым буфером ферменты, которые разделяли с помощью электрофореза в пластинках 7.5 %-го полиакриламидного геля (Коршиков, Пирко, 2002). Генотип каждого растения устанавливали на основе данных электрофореза ферментов, отдельно выделенных из эндосперма 8 и большего числа семян. В дальнейшем рассчитывали частоты идентифицированных аллелей и проводили оценку генетической изменчивости и дифференциации 10 изучаемых популяций *P. cretacea* и *P. sylvestris*. Аллельную и генотипическую межпопуляционную гетерогенность определяли с помощью χ^2-теста (Животовский, 1991). Для количественной оценки генетической дифференциации популяций вычисляли коэффициент генетической дистанции (Nei, 1972).

Результаты и обсуждение

Проведенный электрофоретический анализ позволил определить 22 локуса, которые контролируют синтез 10 изучаемых ферментов у *P. sylvestris* и *P. cretacea* (табл. 1). У обоих таксонов 19 локусов были полиморфными, а 3 локуса — Sod-1, Sod-2 и Sod-3 — мономорфными. В общей выборке из 190 деревьев *P. sylvestris* найдено 76, а у 71 дерева *P. cretacea* — 56 аллельных вариантов изучаемых локусов. Общими для обоих таксонов были 54 аллеля. У *P. cretacea* обнаружено только 2 аллеля, а у *P. sylvestris* — 22, которые встречались только в популяциях одного из сравниваемых таксонов. Частоты этих аллелей в подавляющем большинстве случаев были низкими — в пределах 0.01—0.1. В популяциях *P. sylvestris* выявлено 108 генотипов, а в популяциях *P. cretacea* только 76, из которых 67 общие для обоих таксонов. Характерных только для *P. sylvestris* генотипов выявлено 41, а для *P. cretacea* — 9. Заметно меньшее разнообразие аллелей и генотипов в популяциях *P. cretacea* можно объяснить двумя причинами: меньшим объемом выборки изучаемых деревьев и отбором редких генотипов, которые не выживают в специфических почвенных условиях.

Наиболее изменчивыми у *P. sylvestris* оказались 9 локусов: Mdh-3, Got-2, Got-3, Acp, Gdh, Me-3, Mdh-4, Dia-1 и Adh-1, средняя гетерозиготность которых варьиро-

ТАБЛИЦА 1

Число аллелей и генотипов, среднее значение гетерозиготности в популяциях *Pinus sylvestris* и *P. cretacea*

Ферменты	Локус	Число в общих выборках			
		P. sylvestris		*P. cretacea*	
		аллелей	генотипов	аллелей	генотипов
Алкогольдегидрогеназа	Adh-1	5 (2)	8 (5)	3 (0)	3 (0)
	Adh-2	4 (1)	5 (2)	3 (0)	4 (1)
Глутаматдегидрогеназа	Gdh	2 (0)	3 (0)	2 (0)	3 (0)
Глутаматоксалоацетат-трансаминаза	Got-1	3 (2)	3 (2)	1 (0)	1 (0)
	Got-2	5 (3)	9 (6)	2 (0)	3 (0)
	Got-3	4 (1)	5 (1)	3 (0)	5 (1)
Диафораза	Dia-1	5 (2)	10 (6)	3 (0)	5 (1)
	Dia-2	3 (0)	4 (1)	3 (0)	3 (0)
	Dia-4	3 (1)	3 (1)	2 (0)	2 (0)
Кислая фосфатаза	Acp	4 (0)	8 (4)	4 (0)	4 (0)
Лейцинаминопептидаза	Lap-1	3 (1)	5 (3)	4 (2)	4 (2)
	Lap-2	4 (1)	5 (1)	3 (0)	4 (0)
Малатдегидрогеназа	Mdh-2	2 (0)	2 (0)	2 (0)	3 (1)
	Mdh-3	8 (4)	10 (5)	4 (0)	5 (0)
	Mdh-4	5 (0)	9 (0)	5 (0)	11 (2)
Малик-энзим	Me-2	3 (1)	4 (1)	2 (0)	3 (0)
	Me-3	5 (2)	6 (2)	3 (0)	5 (1)
Супероксиддисмутаза	Sod-1	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
	Sod-2	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
	Sod-3	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
	Sod-4	2 (0)	2 (0)	2 (0)	2 (0)
Формиатдегидрогеназа	Fdh	3 (1)	4 (1)	2 (0)	3 (0)
Итого/Среднее*		76 (22)	108 (41)	56 (2)	76 (9)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ферменты	Гетерозиготность			
	P. sylvestris		*P. cretacea*	
	наблюдаемая	ожидаемая	наблюдаемая	ожидаемая
Алкогольдегидрогеназа	0.336	0.306	0.293	0.257
	0.114	0.130	0.194	0.203
Глутаматдегидрогеназа	0.466	0.426	0.322	0.339
Глутаматоксалоацетат-трансаминаза	0.033	0.032	0.000	0.000
	0.522	0.499	0.404	0.427
	0.514	0.454	0.215	0.290
Диафораза	0.440	0.442	0.396	0.468
	0.116	0.114	0.082	0.076
	0.044	0.042	0.026	0.014
Кислая фосфатаза	0.481	0.524	0.469	0.389
Лейцинаминопептидаза	0.225	0.205	0.221	0.201
	0.176	0.170	0.110	0.127
Малатдегидрогеназа	0.139	0.123	0.240	0.232
	0.560	0.466	0.363	0.360
	0.432	0.502	0.494	0.650
Малик-энзим	0.223	0.210	0.240	0.232
	0.453	0.395	0.334	0.362
Супероксиддисмутаза	0	0	0	0
	0	0	0	0
	0	0	0	0
	0.066	0.063	0.023	0.010
Формиатдегидрогеназа	0.222	0.220	0.342	0.363
Итого/Среднее*	0.250 ± 0.006	0.251 ± 0.006	0.218 ± 0.010	0.233 ± 0.010

Примечание. В скобках — число аллелей или генотипов, встречающееся у одного таксона; * — среднее для гетерозиготности.

вала от 33.6 до 56 % (табл. 1). За исключением локуса Got-3, остальные 8, а также локус Fdh были наиболее полиморфными и у *P. cretacea*, хотя размах варьирования средней гетерозиготности был несколько меньше — 29.3—49.3 %. Средний уровень гетерозиготности по 14 из 19 полиморфных локусов у *P. sylvestris* выше, чем у *P. cretacea*. Наиболее значимо высоким у *P. sylvestris* он был по локусам Got-3, Mdh-3, Gdh и Got-2. По 3 локусам — Adh-2, Mdh-2 и Fdh — явное преимущество гетерозигот было у *P. cretacea*. Средний уровень наблюдаемой гетерозиготности по совокупности 22 локусов достоверно выше в популяциях *P. sylvestris*. У этого вида среднестатистическое дерево гетерозиготно по 25 % своих генов, а у *P. cretacea* — только по 21.8 % генов. Если количество выявляемых аллелей и генотипов зависит от объема анализируемой выборки растений, то средняя гетерозиготность — точный и надежный показатель, однозначно характеризующий уровень полиморфизма в популяциях вида (Алтухов, 1989).

Основные аллели изоферментных локусов для популяций и объединенных выборок *P. sylvestris* и *P. cretacea* были общими. Более значимые различия между популяциями одного таксона обнаруживаются по составу и частоте встречаемости прежде всего редких аллелей высокополиморфных локусов. При сравнении 3 популяций *P. cretacea* существенная генотипическая гетерогенность не выявлена ни по одному локусу, а аллельная отмечена только по локусу Got-2 (табл. 2). У *P. sylves-*

ТАБЛИЦА 2

Аллельная и генотипическая гетерозиготность популяций *Pinus sylvestris* и *P. cretacea*

Локус	Гетерогенность, χ^2-тест							
	Аллель (А), генотип (Г)	*P. cretacea*	*P. sylvestris* (степь)	*P. sylvestris* (лесостепь)	*P. sylvestris* (степь—лесостепь)	*P. cretacea—P. sylvestris* (степь)	*P. cretacea—P. sylvestris* (лесостепь)	В целом по популяциям *P. cretacea*, *P. sylvestris*
Gdh	А	5.1 (2)	5.7 (3)	6.1 (2)*	12.7 (6)*	14.7 (6)**	13.2 (5)*	23.5 (9)**
	Г	8.3 (4)	7.7 (6)	7.6 (4)	17.8 (12)	23.1 (12)*	19.7 (10)*	35.0 (18)***
Got-1	А	0	4.0 (6)	0.9 (2)	7.5 (12)	9.2 (12)	4.1 (5)	13.0 (18)
	Г	0	3.9 (6)	0.9 (2)	7.4 (12)	9.0 (12)	4.2 (5)	12.8 (18)
Got-2	А	5.0 (2)	16.1 (9)	6.7 (6)	32.0 (24)	32.2 (18)	23.8 (15)	52.2 (36)*
	Г	10.7 (4)*	27.5 (18)	6.0 (8)	57.4 (48)	49.8 (36)	26.1 (20)	92.2 (72)
Got-3	А	3.8 (4)	2.4 (3)	5.6 (6)	24.3 (18)	35.4 (12)***	36.2 (15)**	63.2 (27)***
	Г	9.8 (8)	6.9 (6)	6.9 (8)	26.2 (24)	55.0 (24)***	50.6 (25)***	82.6 (45)***
Sod-4	А	3.4 (2)	3.2 (3)	0.02 (2)	4.5 (6)	8.1 (6)	2.7 (5)	8.8 (9)
	Г	3.9 (2)	3.3 (3)	0.02 (2)	4.6 (6)	8.4 (6)	2.7 (5)	9.0 (9)
Mdh-2	А	1.3 (2)	2.5 (3)	4.1 (2)	17.0 (6)**	17.4 (6)**	5.8 (5)	22.7 (9)**
	Г	2.6 (4)	2.6 (3)	4.7 (2)	18.0 (6)**	21.5 (12)*	10.2 (10)	31.6 (18)*
Mdh-3	А	7.0 (6)	21.9 (12)*	20.7 (10)*	82.4 (42)***	48.5 (30)*	50.5 (30)*	113.0 (63)***
	Г	6.9 (8)	33.1 (18)*	18.9 (12)	83.4 (54)**	58.7 (42)*	42.5 (35)	114.8 (81)**
Mdh-4	А	15.1 (8)	36.6 (12)***	16.8 (8)*	84.3 (24)***	116.9 (24)***	45.3 (20)***	141.2 (36)***
	Г	24.4 (20)	24.9 (18)	20.7 (12)	89.6 (48)***	127.2 (60)***	71.3 (50)	170.8 (90)***
Me-2	А	1.3 (2)	1.7 (3)	14.8 (4)*	35.6 (12)***	43.1 (12)***	50.8 (10)***	75.4 (18)***
	Г	2.6 (4)	1.8 (3)	16.0 (6)*	38.2 (18)**	9.6 (12)	29.3 (15)*	51.3 (27)**
Me-3	А	6.0 (4)	12.4 (12)	8.3 (4)	31.5 (24)	29.8 (24)	15.3 (10)	47.3 (36)
	Г	7.8 (8)	21.0 (15)	7.8 (6)	49.1 (30)**	56.4 (36)*	18.6 (20)	80.1 (54)*
Dia-1	А	8.9 (4)	49.5 (12)***	3.6 (4)	85.3 (24)***	85.4 (24)***	26.1 (15)*	120.0 (36)***
	Г	13.3 (8)	43.1 (21)**	8.7 (8)	89.1 (54)**	91.3 (48)***	38.7 (30)	148.8 (90)***
Dia-2	А	9.0 (4)	7.6 (6)	4.7 (4)	14.7 (12)	17.0 (12)	15.6 (10)	24.3 (18)
	Г	9.2 (4)	8.4 (9)	5.4 (4)	19.0 (18)	19.0 (18)	17.2 (10)	30.1 (27)
Dia-4	А	3.8 (2)	15.3 (6)*	0	28.9 (12)**	26.9 (12)**	9.0 (5)	39.9 (18)***
	Г	3.9 (2)	15.4 (6)*	0	29.2 (12)**	27.2 (12)**	9.0 (5)	40.2 (18)**
Acp	А	5.6 (6)	41.4 (9)***	15.9 (6)*	56.7 (18)***	63.0 (18)***	31.6 (15)**	79.3 (27)***
	Г	6.1 (6)	56.7 (18)***	13.7 (8)	90.5 (42)***	85.5 (36)***	51.8 (25)**	125.1 (63)***

Adh-1	А	3.8 (4)	14.8 (12)	12.8 (6)*	52.3 (24)***	28.5 (24)	51.9 (20)***	76.3 (36)***
	Г	4.2 (4)	18.0 (15)	14.8 (10)	70.5 (42)**	38.9 (30)	66.6 (30)***	101.5 (63)**
Adh-2	А	1.2 (4)	13.1 (6)*	5.8 (4)	41.0 (18)**	47.6 (18)***	10.3 (10)	65.4 (27)***
	Г	2.7 (6)	12.4 (9)	5.9 (4)	38.5 (24)*	47.8 (30)*	13.5 (15)	66.4 (45)*
Lap-1	А	5.0 (6)	15.4 (6)*	3.6 (4)	20.1 (12)	49.3 (24)**	23.5 (20)	63.0 (36)**
	Г	5.0 (6)	16.2 (9)	7.4 (6)	32.0 (24)	50.2 (30)*	30.43 (25)	78.9 (54)*
Lap-2	А	7.3 (4)	8.9 (9)	10.5 (6)	38.8 (18)**	19.7 (18)	33.7 (15)**	59.5 (27)***
	Г	7.3 (6)	10.0 (12)	10.8 (6)	42.7 (24)*	20.4 (24)	35.2 (20)*	69.1 (36)***
Fdh	А	1.6 (2)	9.7 (3)*	5.0 (4)	31.2 (12)**	11.9 (12)	26.6 (10)**	46.1 (18)***
	Г	1.5 (4)	8.7 (6)	5.2 (4)	30.6 (18)*	11.6 (12)	26.9 (15)*	45.6 (27)*

Примечание. * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$, *** — $P < 0.001$; в скобках приведены числа степеней свободы.

tris аллельная гетерогенность в 4 популяциях степной зоны установлена для 7 локусов и по 6 локусам — в 3 популяциях лесостепи, а значимая генотипическая неоднородность соответственно по 4 и 1 локусу. При сравнении всех изучаемых популяций *P. sylvestris* аллельная и генотипическая гетерогенность обнаружена уже для 12 локусов. Можно отметить, что изолированные маргинальные популяции *P. sylvestris* на южном пределе естественного распространения этого вида характеризуются повышенной генетической гетерогенностью. При сравнении популяций *P. cretacea* и *P. sylvestris* из степной и лесостепной зон число локусов с существенной аллельной и генотипической гетерогенностью было меньшим, чем при сравнении только популяций *P. sylvestris* из этих растительных зон. В таком анализе всех популяций *P. cretacea* и *P. sylvestris* значимые различия в аллельном и генотипическом составе установлены для 15 из 19 полиморфных локусов. Так как на аллельную и генотипическую гетерогенность между *P. cretacea* и *P. sylvestris* накладывается их внутривидовая популяционно-генетическая неоднородность, то на основании этого анализа достаточно сложно определить степень генетического сходства и различий между сравниваемыми таксонами.

Значительно более объективным является коэффициент генетической дистанции (D_N) M. Nei (1972) между всеми исследуемыми популяциями *P. cretacea* и *P. sylvestris*. Этот коэффициент учитывает все различия в аллельных частотах по всем анализируемым локусам, и с его помощью выясняется степень генетической дифференциации популяций по отношению друг к другу (Алтухов, 1989). Наиболее сходными оказались генетические структуры 3 популяций *P. cretacea*, среднее значение D_N для которых составило всего 0.009 (табл. 3). Для 7 исследуемых популяций *P. sylvestris* значения D_N варьировали от 0.008 до 0.022 при средней величине, равной 0.015. По генетической структуре популяции *P. cretacea* были более близки к популяциям *P. sylvestris* степной зоны ($D_N = 0.012$), чем к популяциям лесостепи ($D_N = 0.016$). При сравнении 3 популяций *P. cretacea* и 7 популяций *P. sylvestris* значения D_N изменялись в более широких пределах (0.013—0.033), составив в среднем 0.020. В более масштабных исследованиях, где были задействованы 4 популяции *P. cretacea* (1 из Украины и 3 из России в районах Хвалинска, Жигулевска и Шебекино) и 14 популяций *P. sylvestris* Восточной Европы и Сибири, среднее значение

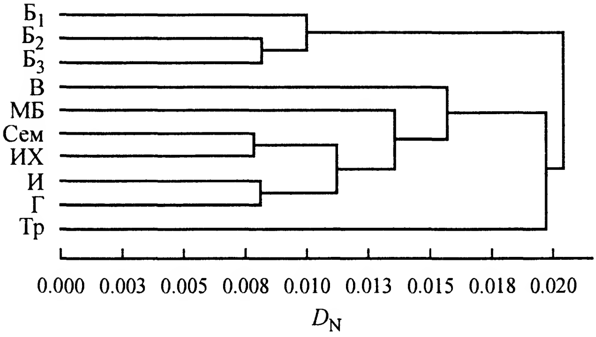
ТАБЛИЦА 3

Коэффициент генетической дистанции для популяций *Pinus cretacea* и *P. sylvestris*

Популяции	*P. cretacea*			*P. sylvestris*						
	Б$_1$	Б$_2$	Б$_3$	Степь				Лесостепь		
				В	Г	И	ИХ	Сем	МБ	Тр
					P. cretacea					
Б$_1$	—	0.009	0.011	0.022	0.033	0.024	0.017	0.014	0.023	0.022
Б$_2$		—	0.008	0.017	0.023	0.016	0.013	0.020	0.024	0.022
Б$_3$			—	0.017	0.022	0.021	0.015	0.018	0.019	0.017
					P. sylvestris					
					Степь					
В				—	0.018	0.015	0.010	0.018	0.016	0.020
Г					—	0.008	0.011	0.012	0.017	0.019
И						—	0.009	0.013	0.013	0.021
ИХ							—	0.008	0.011	0.014
					Лесостепь					
Сем								—	0.013	0.013
МБ									—	0.022
Тр										—

коэффициента генетической дистанции между сравниваемыми таксонами равнялось 0.018 (Гончаренко и др., 1993). Это позволило авторам сделать обоснованный вывод, что *P. cretacea* следует рассматривать как форму *P. sylvestris*, адаптированную к произрастанию на обнажениях древних осадочных карбонатных пород. Обычно значения коэффициента генетической дистанции между популяциями в пределах ареала одного вида рода *Pinus*, как правило, не превышают 0.03, а для изолированных популяций могут достигать 0.06. Установленные нами значения D$_N$ между популяциями *P. cretacea* и приграничными популяциями *P. sylvestris* находятся в рамках диапазона изменений этого коэффициента для евразийских популяций *P. sylvestris* (Гончаренко и др., 1993; Шигапов и др., 1995; Пирко, Коршиков, 2002; Korshikov et al., 2002). Это указывает на сходство популяционно-генетических структур *P. cretacea* и *P. sylvestris*, и, следовательно, на невысокую степень их генетической дифференциации. Обычно даже близкородственным видам рода *Pinus* свойственны более высокие значения D$_N$. Так, например, значения коэффициента генетической дистанции между 5 популяциями *Pinus mugo* Turra и 4 популяциями *P. sylvestris* в общем их ареале в Украинских Карпатах варьировали от 0.036 до 0.083, составив в среднем 0.065 (Пірко, 2001).

Значения коэффициентов генетической дистанции изучаемых популяций *P. cretacea* и *P. sylvestris* были использованы в кластерном анализе для выяснения закономерностей распространения популяций на дендрограмме (см. рисунок). Следует отметить, что популяции *P. cretacea* и *P. sylvestris* объединялись в 2 самостоятельных кластера, что обычно характерно для разных видов. В подобном анализе 4 популяций *P. cretacea* и 14 популяций *P. sylvestris* в Восточной Европе и Сибири популяции *P. cretacea* были равномерно разбросаны на дендрограмме между популяциями *P. sylvestris* (Гончаренко и др., 1993). Несмотря на то что в нашем анализе популяции *P. cretacea* обособлены на дендрограмме в едином кластере, это еще не является основанием рассматривать *P. cretacea* в качестве самостоятельного вида.



Дендрограмма сходства 3 популяций *Pinus cretacea* и 7 популяций *P. sylvestris* на основании коэффициента генетической дистанции.

Выявленная ранее аллельная гетерогенность между популяциями *P. cretacea* и *P. sylvestris* (табл. 2) не так значительна, как это необходимо для разных видов, и существенно не отражается на величине коэффициента генетической дистанции (табл. 3). Генетические различия между видами проявляются не только в значительных отличиях в аллельных частотах, но и в фиксации альтернативных аллелей. Последнего в случае *P. cretacea* и *P. sylvestris* нами не было обнаружено. При исследовании популяционно-генетической изменчивости близкородственных *P. mugo* и *P. sylvestris* в общем ареале Украинских Карпат такая фиксация альтернативных аллелей была установлена (Пірко, 2001).

Заключение

Проведенный сравнительный анализ популяционно-генетической изменчивости *P. sylvestris* и *P. cretacea* показывает наличие определенных генетических различий между этими таксонами. Однако уровень межпопуляционной генетической дифференциации *P. cretacea* и *P. sylvestris* в общем их ареале на востоке Украины не достигает такового, который свойствен отдельным видам подрода *Pinus*, подсекции *Sylvestres* (Гончаренко и др., 1993; Шурхал и др., 1993). На этом основании *P. cretacea* нельзя рассматривать в качестве самостоятельного вида. По установленным нами значениям основных показателей популяционно-генетической изменчивости *P. cretacea* на меловых обнажениях р. Северский Донец приближается к разновидностям *P. sylvestris*, что, согласно классическому толкованию Ч. Дарвина (1937), соответствует зачинающемуся виду. Однако общность ареала и отсутствие изоляционных барьеров в половой репродукции будут способствовать интрогрессивной гибридизации *P. cretacea* и *P. sylvestris*. Дальнейшая эволюция *P. cretacea* в самостоятельный вид будет ограничиваться этими естественными факторами.

Если исходить из фундаментального правила, что в основе вида лежит система его популяций (Рейвн и др., 1990), то применение точных методов определения популяционной изменчивости должно заметно снизить вероятность ошибок в анализе систематического ранга близких критических таксонов. Успешно этого можно достичь, если при изучении популяционной, внутривидовой и межвидовой изменчивости будут задействованы дискретные признаки фенотипа. Белки вполне отвечают этому требованию, так как их рассматривают в качестве первичных фенопризнаков генотипа (Созинов, 1985). По этой причине анализ полиморфизма и мономорфизма белков видов должен быть использован не столько для кардинальной ревизии филогенетических схем, сколько для уточнения спорных вопросов. Это обусловлено более высокой точностью и разрешающей способностью методов анализа полиморфизма белков в сравнении с классическими методами определения изменчивости фенопризнаков в популяциях живых организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1989. 328 с.

Артамонов В. И. Редкие и исчезающие растения. М., 1989. 384 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., Падутов В. Е. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. 1993. Т. 29. № 12. С. 2019—2038.

Дарвин Ч. Происхождение видов. М.; Л., 1937. 608 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Кондратюк Є. М. Дикорослі хвойні України. Київ, 1960. 120 с.

Коршиков И. И., Пирко Я. В. Генетическая изменчивость и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны горной (*Pinus mugo* Turra) в высокогорье Украинских Карпат // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1235—1241.

Коршиков И. И., Терлыга Н. С., Бычков С. А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). Донецк, 2002. 328 с.

Машкин С. И. Дендрология Центрального Черноземья. Воронеж, 1971. Т. 1. 343 с.

Орлова Л. В. О диагностических признаках микростробилов и микроспорофитов у сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 86—92.

Орлова Л. В. О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 33—44.

Пірко Я. В. Популяційно-генетична мінливість трьох корінних видів роду *Pinus* L. в Українських Карпатах і Розточчі: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2001. 20 с.

Пирко Я. В., Коршиков И. И. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. в Украинских Карпатах и Расточье // Цитология и генетика. 2001. Т. 35. № 6. С. 28—33.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 192 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М., 1990. Т. 1. 348 с.

Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., 1985. 272 с.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1938. 576 с.

Чернодубов А. И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины // Лесоведение. 1994. № 2. С. 28—35.

Шигапов З. Х., Бахтиярова Р. М., Янбаев Ю. А. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1386—1393.

Шурхал А. В., Подогас А. В., Животовский Л. А. Уровни генетической дифференциации жестких сосен, род *Pinus*, подрод *Pinus*, по данным аллозимной изменчивости // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 77—90.

Korshikov I. I., Velicoridko T. I., Butilskaya L. A. Structure and variation in *Pinus sylvestris* L. populations degrading due to pollution-induced injury // Silvae Genetica. 2002. Vol. 51. N 2—3. P. 45—49.

Nei M. Genetic distance between populations // Am. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283—292.

SUMMARY

The analysis to determine a degree of genetic similarity and difference between *Pinus sylvestris* and *P. cretacea* was conducted basing on their allozyme variation data for 22 isozyme loci. Comparison of 3 populations of *P. cretacea* and 7 populations of *P. sylvestris* from the south-eastern Ukraine has shown allele and genotypic heterogeneity for some loci, though genetic distance (D_N) between the populations of these taxa was not high and averaged 0.020. The revealed genetic differences do not allow to consider *P. cretacea* as a separate species, but as a *P. sylvestris* elementary species adapted to old carbonate rock outcrops.

УДК 582.531-132.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© О. А. Шерстнёва

ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС ПОДВОДНЫХ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*) В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕННОСТИ

O. A. SHERSTNEVA. PIGMENT APPARATUS IN SUBMERGED LEAVES OF SOME *POTAMOGETON* SPECIES (*POTAMOGETONACEAE*) UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: olgasherst@mail.ru
Поступила 30.10.2003

Изучены содержание индивидуальных хлорофиллов и каротиноидов, их количественные и качественные соотношения у 3 видов погруженных представителей рода *Potamogeton* (*P. perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*), произрастающих на участках литорали северо-восточной части Финского залива, которые различались по степени замутненности воды. Установлено, что по мере увеличения мутности пигментный аппарат всех изученных видов приобретал черты «теневого» типа (увеличение доли Хл в светособирающем комплексе, снижение соотношения Хл *а*/*б*) и характеризовался образованием и накоплением редко встречаемого в природе красного кето-каротиноида родоксантина. Сопоставление динамики содержания этого каротиноида и качественного состава мутности показало, что накопление родоксантина связано с содержанием в воде взвешенной органики, существенно изменяющей спектральный состав проникающего в воду света. Поскольку спектральные характеристики этого пигмента отличаются от таковых хлорофиллов и других каротиноидов, обсуждается возможность участия родоксантина в адаптационных изменениях пигментного аппарата *Potamogeton* в условиях ослабления и изменения спектрального состава проникающего в водную толщу света.

Ключевые слова: *Potamogeton*, хлорофиллы, каротиноиды, родоксантин, взвешенное органическое вещество.

Исследования пластидных пигментов, их качественного состава и количественных соотношений в растениях, произрастающих в различных экологических условиях, могут дать информацию о роли пигментной системы в адаптивных процессах. Считается, что абсолютное количество пигментов — величина наследственно обусловленная, связанная со структурно-анатомическими особенностями листьев данных конкретных видов. Тождественность условий произрастания или их особенности в первую очередь сказываются на функционально значимых показателях пигментного аппарата, таких как доля хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) (% от общего содержания), соотношение хлорофиллов «*а*» и «*б*» и суммы зеленых и желтых пигментов. Как известно, световой режим водоемов характеризуется рядом особенностей, заключающихся не только в существенном ослаблении, но и в изменении спектрального состава света, проникающего в водную толщу. Обитание в таких условиях, необычных для высших растений, привело к некоторым адаптивным количественным изменениям их пигментного комплекса, типичным, однако, и для наземных растений из затененных местообитаний. Анализ имеющихся в литературе немногочисленных данных по содержанию пигментов у погруженных растений умеренного пояса (Зауралова, 1980; Лукина, Смирнова, 1988; Некрасова и др., 1998) показал, что для этой экологической группы характерны высокая доля хлорофиллов в ССК — в среднем 68 % (от 52 до 92) и низкие отношения хлорофиллов *а*/*б* — 2.7 (от 1.3 до 4.0) и суммы зеленых и желтых пигментов — 3.5 (от 2.9 до 4.3). Подобные изменения в группе зеленых пигментов являются чертами пигментного аппарата «теневого типа» (Попова и др., 1982). Соотношение хлорофиллов и каротиноидов также меняется в разных световых условиях произрастания растений, однако качественный состав индивидуальных каротиноидов всегда остается неизменным (Попова и др., 1989; Maslova, Popova, 1993). В этом отношении представители сем. *Potamogetonaceae* являются как бы «исключением» из общей закономерности. Так, все исследованные нами виды рдестов обладают способностью синтезировать и накапливать в листьях в зависимости от условий освещенности очень редко встречающийся в природе красный каротиноид родоксантин (Шерстнёва, Маслова, 2003). Таким образом, пигментный аппарат рдестов претерпевает в меняющихся условиях освещенности не только количественные, но и качественные изменения. Ранее нами было показано, что в листьях *Potamogeton perfoliatus* содержание родоксантина четко коррелировало со степенью замутненности воды (r = 0.90) и глубиной произрастания листьев (r = 0.85), т. е. со снижением освещенности (Шерстнёва, 1999). При увеличении мутности воды содержание родоксантина достигало 45 % от суммы каротиноидов, вследствие чего листья приобретали красновато-бурую окраску. Однако в литературе имеются указания, что рдесты краснеют только на ярком свету, а при затенении их листья становятся обычного зеленого цвета (Arens, 1940, цит. по: Goodwin, 1980; Цирлинг, 1991; Плонский, 1999). В свете этих противоречий в задачи настоящей работы входило более детальное исследование возможной зависимости между накоплением родоксантина в листьях трех погруженных представителей сем. *Potamogetonaceae*, мутностью воды и ее качественным составом.

Материал и методика

Работы проводились в июле—августе 1997—1999 гг. на 4 стационарных участках литорали (*1*—*4*) северо-восточного прибрежья Финского залива, прилегающих к району проведения гидротехнических работ и различающихся по степени замут-

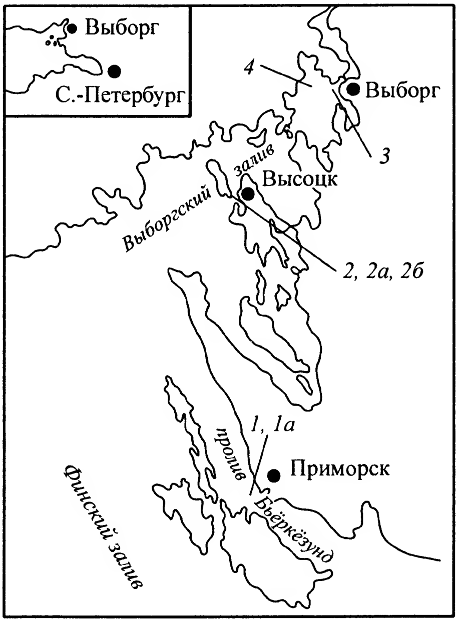


Рис. 1. Места сбора материала.

1—*4* — исследованные участки литорали северо-восточного прибрежья Финского залива.

Суммарное содержание (мг/г сухой массы) и соотношение хлорофиллов и каротиноидов в листьях видов *Potamogeton* при разной мутности воды

Участок	Мутность, мг/л	С$_{\text{хл}}$	Хл *а/б*	% Хл в ССК	С$_{\text{кар}}$	С$_{\text{хл}}$/С$_{\text{кар}}$	С$_{\text{кар}}$—Р	С$_{\text{хл}}$/(С$_{\text{кар}}$ − Р)
Potamogeton perfoliatus								
1997 г.								
1	**1.4**	**9.9 ± 0.1**	**^{а}3.7**	**^{а}47**	**2.55 ± 0.1**	**^{а}3.9**	**^{а}2.55**	**^{а}3.9**
2б	11.7	6.0 ± 0.15	^{б}2.7	^{б}59	2.23 ± 0.05	^{б}2.7	^{б}1.71	^{а}3.5
3	12.7	6.9 ± 0.3	^{б}2.3	^{б}66	2.8 ± 0.03	^{б}2.5	^{а}2.12	^{а}3.3
2а	16.3	9.3 ± 0.06	^{б}2.9	^{б}57	4.0 ± 0.2	^{б}2.3	^{а}2.2	^{а}4.2
1988 г.								
1	**2.0**	**8.4 ± 0.6**	**^{а}3.4**	**^{а}50**	**0.85 ± 0.001**	**^{а}9.9**	**^{а}0.85**	**^{а}9.9**
2	9.4	7.2 ± 0.04	^{б}2.4	^{б}65	1.14 ± 0.11	^{б}6.3	^{а}0.92	^{а}7.8
3	11.9	5.8 ± 0.06	^{б}2.4	^{б}65	1.01 ± 0.02	^{б}5.7	^{а}0.73	^{а}7.4
1999 г.								
1	**2.0**	**5.8 ± 0.1**	**^{а}3.9**	**^{а}45**	**1.09 ± 0.03**	**^{а}5.3**	**^{а}1.09**	**^{а}5.3**
2	3.2	5.1 ± 0.2	^{б}2.4	^{б}65	1.61 ± 0.1	^{б}3.2	^{а}0.88	^{а}5.8
3	5.3	7.0 ± 0.05	^{б}2.5	^{б}63	2.66 ± 0.21	^{б}2.6	^{а}1.10	^{а}6.4
Potamogeton lucens								
1997 г.								
2	11.7	4.9 ± 0.2	2.2	68	2.33 ± 0.01	2.1	2.06	2.4
1998 г.								
4	**3.7**	**5.6 ± 0.1**	**^{а}3.0**	**^{а}55**	**0.98 ± 0.002**	**^{а}5.7**	**^{а}0.98**	**^{а}5.7**
2	9.4	5.2 ± 0.1	^{б}2.4	^{б}64	0.95 ± 0.01	^{а}5.5	^{а}0.59	^{б}8.8
1999 г.								
4	**3.0**	**5.8 ± 0.05**	**^{а}3.4**	**^{а}50**	**1.06 ± 0.09**	**^{а}5.5**	**^{а}1.06**	**^{а}5.5**
2	3.2	2.3 ± 0.09	^{б}1.8	^{б}78	0.50 ± 0.001	^{а}4.6	^{б}0.33	^{а}6.9
Potamogeton pectinatus								
1998 г.								
1	**2.0**	**5.6 ± 0.1**	**2.3**	**67**	**0.83 ± 0.01**	**^{а}6.7**	**^{а}0.79**	**^{а}7.1**
1а	6.1	5.7 ± 0.2	2.4	66	0.86 ± 0.06	^{а}6.6	^{а}0.75	^{а}7.6
3а	22.5	3.5 ± 0.09	2.1	70	0.77 ± 0.05	^{б}4.5	^{б}0.48	^{а}7.3
1999 г.								
1	**2.0**	**4.9 ± 0.1**	**2.0**	**73**	**0.58 ± 0.04**	**^{а}8.4**	**^{а}0.58**	**^{а}8.4**
1а	4.0	4.9 ± 0.3	2.1	70	0.80 ± 0.02	^{б}6.1	^{а}0.63	^{а}7.8
3а	17.5	4.9 ± 0.09	2.1	70	1.17 ± 0.05	^{б}4.2	^{а}0.82	^{а}6.0

Примечание. С$_{\text{хл}}$ — сумма хлорофиллов, С$_{\text{кар}}$ — сумма каротиноидов, Р — родоксантин. Полужирным шрифтом выделены контрольные показатели. Достоверно различающиеся средние значения ($p \le 0.05$) отмечены разными буквами (а—б).

ненности воды. Кроме того, в разные годы в пределах одного участка были выделены зоны, также различающиеся по мутности воды (1а, 2а и 2б, 3а) (рис. 1; см. таблицу). Следует отметить, что выбранные участки литорали практически не различались по своим гидрологическим и гидрохимическим характеристикам во все годы проведения исследований, а определяемые параметры являлись типичными для мелководной зоны восточной части Финского залива (Шерстнёва, 1999, 2000, 2002).

Для определения пигментных показателей использовались листья наиболее массовых и широко распространенных погруженных видов рдестов — *Potamogeton perfoliatus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L.

Пигменты экстрагировались из живых растительных тканей 100 %-м ацетоном по общепринятой методике (Пигменты..., 1964). Хлорофиллы определялись спектрофотометрическим методом с использованием формул Лихтенталера (Lichtenthaler, Wellburn, 1984). Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы производился с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл *б* находится в ССК и, во-вторых, соотношение хлорофиллов *а* : *б* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987). Каротиноиды разделялись с помощью тонкослойной хроматографии по методу Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко (1970). Количественные определения проводились спектрофотометрически на «Specord UV VIS».

Мутность воды определялась по концентрации взвешенных в воде веществ различной природы (сестон), которые оставались на бактериальном фильтре (диаметр пор 0.2 мкм), результаты рассчитывались в мг взвешенного вещества в литре. Определения гидрохимических показателей проводились по общепринятым методикам (Руководство..., 1973).

Данные представляют собой средние арифметические значения из параллельных определений показателей в 3—5 точках по всей протяженности участков. Достоверность различий между средними арифметическими оценивалась по критерию Стьюдента (t-критерий) при доверительном уровне $P_1 = 95$ %. Зависимость вариаций двух признаков оценивалась по величине коэффициента корреляции.

Результаты и обсуждение

Исследованные погруженные рдесты с контрольных участков (*1* и *4*), основная листовая масса которых сосредоточена в верхних слоях воды (*Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*), имеют набор и соотношение пигментов, обычные для наземных растений умеренной зоны, обитающих в условиях нормальной или высокой освещенности (Хл в ССК — в среднем 50 % ± 3, Хл *а*/*б* — в среднем 3.5 ± 0.2) (см. таблицу). Следует обратить внимание на отсутствие в этих условиях в листьях родоксантина и наличие зеаксантина (рис. 2), обладающего чрезвычайно высокой антиокислительной активностью и способностью к защите хлорофиллов от окислительной деградации (Маслова и др., 1996; Demmig-Adams et al., 1990). В листьях погруженных макрофитов из верхнего слоя воды контрольных участков зеаксантин, вероятно, выполнял защитную роль для фотосинтетического аппарата в условиях высокой инсоляции, когда имело место ингибирование фотосинтеза (Шерстнёва, 2002).

По мере естественного снижения освещенности при увеличении глубины расположения листьев (листья *P. perfoliatus* с глубины 1.0 м) или всего растения (*P. pectinatus*) пигментный аппарат макрофитов приобретал черты «теневого типа»: уменьшение соотношения Хл *а*/*б* — в среднем 2.3 ± 0.1 и возрастание доли Хл в ССК — в среднем 70 % ± 3.

При снижении освещенности вследствие увеличения степени замутненности воды в листьях всех видов рдестов также отмечены большее содержание Хл в ССК — в среднем 77 % ± 6 ($r = 0.77$, $n = 100$, $p \leq 0.05$) и низкая величина Хл *а*/*б* — в среднем 2.3 ± 0.15 ($r = 0.80$, $n = 100$, $p \leq 0.05$). Что же касается соотношения $C_{хл}/C_{кар}$, то в случае затенения прослеживалась тенденция к его уменьшению, причем независимо от варьировавшего в разные годы абсолютного значения этого

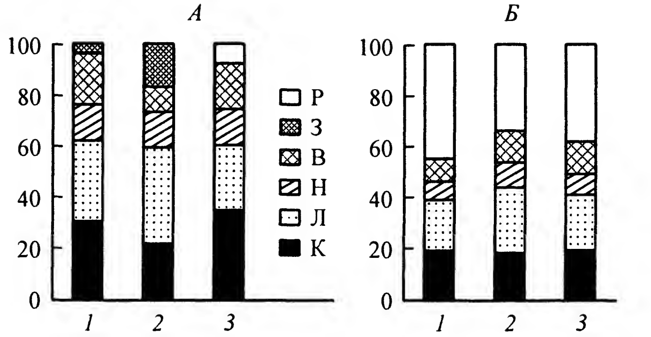


Рис. 2. Содержание и соотношение индивидуальных каротиноидов в листьях исследованных видов сем. *Potamogetonaceae* при разной мутности воды.

Данные 1999 г. для контрольных (*А*) и замутненных (*Б*) участков литорали. В — виолаксантин, З — зеаксантин, К — β-каротин, Л — лютейн, Н — неоксантин, Р — родоксантин. По оси абсцисс — виды рдестов: *1* — *Potamogeton perfoliatus*, *2* — *P. lucens*, *3* — *P. pectinatus*. По оси ординат — содержание индивидуальных каротиноидов, % от суммы.

показателя (см. таблицу), что свидетельствует об увеличении доли каротиноидов в пигментном пуле рдестовых. Для всех исследованных видов характерна установленная нами ранее зависимость накопления красного каротиноида родоксантина в листьях *P. perfoliatus* от степени замутненности воды (Шерстнёва, 1999).

В условиях повышенной мутности воды (участки *2* и *3*) количество родоксантина четко коррелировало со степенью замутненности воды ($r = 0.90$, $n = 35$, $p \leq 0.05$) и глубиной произрастания листьев ($r = 0.85$, $n = 30$, $p \leq 0.05$), т. е. со снижением освещенности (рис. 2). Эта закономерность сохранялась во все годы, независимо от абсолютного содержания пигментов, и характерна для всех исследованных видов рдеста. Изменения соотношений в группе зеленых пигментов, отражающие реакцию пигментного аппарата на варьирование светового режима, типичны для растений «теневого» типа. Таким образом, накопление родоксантина происходит в условиях сильного затенения растений.

Увеличение в воде мельчайших взвешенных частиц не только снижает интенсивность, но и изменяет спектральный состав света, проникающего в водную толщу. Распространение света в глубину определяется как наличием, так и качественным составом взвеси, особенно ее органической компонентой (Кокин, 1982; Chambers, Prepas, 1988).

На контрольных участках (*1* и *4*) за 3 года наблюдений содержание в воде органической взвеси было невелико и зависело главным образом от количественного развития фитопланктона. На участках *2* и *3* состав мутности, напротив, различался по годам в зависимости от наличия дноуглубительных работ и типа обрабатываемого грунта. Концентрация взвешенного органического вещества в 1997 г. не зависела от развития фитопланктона, однако составила большую часть сестона (80 %) и определялась в основном детритогенной взвесью, поднятой со дна, выстланного илистыми грунтами. В 1998 г. концентрация взвеси также не зависела от фитопланктона, но содержание взвешенного органического вещества в сестоне составляло лишь 54 %. Большая доля минеральной компоненты мутности определялась в основном мелкодисперсной песчаной взвесью, поднятой при углублении песчаного дна. В 1999 г. в отсутствии дноуглубительных работ мутность на участках *2* и *3* была невысокой и, так же как и в контроле, определялась большей частью количественным развитием фитопланктона. Однако содержание в ней органической компоненты на участке *2* было ниже, чем на участке *3* — 60 и 80 % соответственно. Бóльшее содержание органики, по-видимому, связано с бóльшим развитием фитопланктона и бóльшим объемом детритогенной взвеси, поднимаемой со дна в результате активного судоходства. На основании этих данных можно предположить, что проникающий в водную толщу свет количественно и качественно различался как между исследованными участками литорали, так и в разные годы в пределах одного участка.

При увеличении мутности воды у рдестов почти во всех вариантах происходит незначительное снижение $C_{хл}$ и увеличение $C_{кар}$, что приводит к снижению соотношения $C_{хл}/C_{кар}$ ($r = -0.77$, $n = 52$, $p \leq 0.05$). Независимо от абсолютного значения показателя он всегда был наименьшим при максимальной мутности. Интересно, что увеличение $C_{кар}$ происходило в основном за счет возрастания доли родоксантина, о чем свидетельствует выравнивание значений $C_{кар}$ при различных вариантах замутненности за вычетом количества родоксантина (см. таблицу). Относительно стабильной и не зависящей от мутности становится и величина $C_{хл}/C_{кар} - P$ ($r = -0.35$, $n = 52$, $p \leq 0.05$). Таким образом, при изменении мутности из всех каротиноидов существенно изменяется лишь содержание родоксантина. Возможно, что только этот пигмент несет в данном случае какую-то функциональную нагрузку. Причем при увеличении количества родоксантина происходит снижение $C_{хл}$, т. е. происходит как бы «взаимозамещение» этих пигментов. Величина соотношения $C_{хл}/C_{кар}$ варьирует по годам, что связано с разным абсолютным содержанием пигментов, в основном каротиноидов. Однако оно существенно меньше в 1997 г., в первый год взмучивания и максимальной доли взвешенной органики (от 2.1 до 2.7 на всех участках для *P. perfoliatus* и *P. lucens*). В 1998 г., несмотря на довольно высокую мутность, $C_{хл}/C_{кар}$ выше (от 4.5 до 6.6 на всех участках для всех рдестов) и относительно постоянно между участками, а в 1999 г. при понижении мутности оно вновь снижается, причем в соответствии с увеличением содержания детритогенной органики во взвеси (3.2 и 6.1 на участке *2* и 2.6 и 4.2 на участке *3* для *P. perfoliatus* и *P. pectinatus* соответственно). Таким образом, при сопоставлении изменений величины соотношения $C_{хл}/C_{кар}$ с режимом мутности и долей органики во взвеси было показано, что содержание каротиноидов, а именно родоксантина, увеличивается при возрастании органической компоненты мутности, т. е. в воде с возможно измененным спектральным составом проникающего света.

Известно, что повышенное содержание органической взвеси приводит к тому, что уже в верхних слоях воды поглощается большая часть коротко- и длинноволновых лучей, а в более глубокие слои проникают в основном лучи с длинами волн 500—600 нм (Довгий, 1975; Chambers, Prepas, 1988; Les, Sheridan, 1990; Lange, 2000 и др.). Родоксантин имеет наибольшее среди всех пластидных каротиноидов количество сопряженных двойных связей — 12 плюс 2 двойные связи концевых кето-групп, которые также входят в сопряженную полиеновую цепочку. За счет этого он поглощает свет в более длинноволновой области спектра (например, 458, 489, 524 нм — в гексане) по сравнению с другими каротиноидами. Необходимо подчеркнуть, что при 524 нм свет не поглощают ни остальные каротиноиды, ни хлорофиллы. Поэтому накопление пигмента, поглощающего свет именно в этой области спектра, может носить адаптивный характер. Родоксантин, возможно, выполняет функцию добавочной фотоантенны в специфических экологических условиях обитания растений, поскольку листья, содержащие этот пигмент, дополнительно поглощают свет еще и в области 510—550 нм (рис. 3).

В заключение важно отметить, что в этих же условиях меняющейся мутности происходят интересные структурные перестройки в сообществе других водных фо-

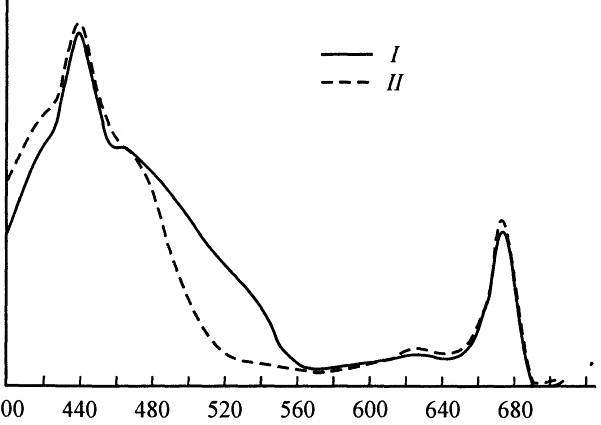


Рис. 3. Спектры поглощения пигментных вытяжек из листьев *Potamogeton perfoliatus* (в ацетоне) с родоксантином (*I*) и без родоксантина (*II*).

По оси абсцисс — длина волны, нм; по оси ординат — поглощение (относительные единицы).

тосинтетиков — фитопланктона. Так, при высокой мутности и максимальной доле взвешенной органики на участках *2* и *3* из сообществ практически «выпадают» зеленые и начинают доминировать перидиниевые и диатомовые водоросли, тогда как на контрольном участке эти группы были представлены примерно в одинаковых соотношениях. При снижении мутности воды после прекращения дноуглубительных работ структура фитопланктонных сообществ на участках *2* и *3* стала приближаться к контрольной. Перидиниевые и диатомовые водоросли в отличие от зеленых содержат дополнительные каротиноиды — соответственно перидинин (максимумы поглощения в гексане 457, 490 нм) и фукоксантин (427, 450, 476 нм — в гексане) — поглощающие свет, подобно родоксантину, в более длинноволновой области спектра по сравнению с другими пигментами. Для фукоксантина (основного пластидного каротиноида бурых и диатомовых водорослей) доказана передача энергии возбуждения на хлорофилл, что приводит к увеличению эффективности светособирающего аппарата в условиях низкой интенсивности света с измененным спектральным составом (Shreve et al., 1991). Возрастание в фотосинтетическом аппарате водорослей доли пигментов, поглощающих в сине-зеленой области спектра (фукоксантина у бурых водорослей и фикоэритрина у красных) при изменении спектрального состава подводного света по мере увеличения глубины, отмечено довольно давно (Ли, Титлянов, 1978) и получило название теории хроматической адаптации (Литвин, Звалинский, 1983). Для высших водных растений такая возможность ранее не рассматривалась.

Таким образом, в ходе исследований было установлено, что с увеличением мутности воды, возникающей при проведении гидростроительных работ или при естественном взмучивании со дна детритогенной взвеси, пигментный аппарат погруженных рдестов претерпевает количественные и качественные изменения. Они носят компенсаторный характер и сводятся к увеличению светособирающей способности фотосинтетического аппарата растений в условиях ослабления и изменения спектрального состава проникающего в водную толщу света.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность сотруднику Лаборатории экологической физиологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН Т. Г. Масловой за ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Довгий Т. Н. Проникновение солнечной энергии в воду на Байкале // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С. 349—353.

Зауралова Н. О. Содержание пластидных пигментов в надводных и подводных листьях некоторых видов пресноводных гетерофильных растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1980. Вып. 3. № 15. С. 42—45.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М., 1982. 168 с.

Корнюшенко Г. А. Исследования гетерогенности виолаксантина с помощью «физиологической метки»: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 20 с.

Ли Б. Д., Титлянов Э. А. Адаптация бентических растений к свету. III. Содержание фитосинтетических пигментов в морских макрофитах на различных по освещенности местах обитания // Биол. моря. 1978. Т. 2. С. 47—55.

Литвин Ф. Ф., Звалинский В. И. К теории хроматической и нехроматической адаптации фотосинтеза // Успехи совр. биол. 1983. Т. 95. С. 339—357.

Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев, 1988. 188 с.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Корнюшенко Г. А., Королева О. Я. Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 437—449.

Некрасова Г. Ф., Ронжина Д. А., Коробицина Е. Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиол. раст. 1998. Т. 45. С. 539—548.

Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л., 1964. 120 с.

Плонский В. Д. Аквариумные растения. М., 1999. 143 с.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Особенности фотосинтетического аппарата крапивы двудомной, произрастающей в различных световых условиях // Физиол. раст. 1982. Т. 29. С. 1102—1108.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений / Под ред. О. А. Семихатовой. Л., 1989. С. 115—139.

Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 257 с.

Цирлинг М. Б. Аквариум и водные растения. СПб., 1991. 256 с.

Шерстнёва О. А. Пигментный аппарат и газообмен *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*), произрастающего на литорали восточной части Финского залива // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 118—125.

Шерстнёва О. А. Продукционные показатели погруженных макрофитов литорали восточной части Финского залива в зависимости от степени замутненности воды // Сб. тр. ГосНИОРХ. 2000. Вып. 326. С. 266—276.

Шерстнёва О. А. Влияние повышенной мутности воды, возникающей при проведении гидротехнических работ, на продуктивность погруженных макрофитов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 19 с.

Шерстнёва О. А., Маслова Т. Г. Таксоноспецифичность накопления кето-каротиноида родоксантина в листьях высших растений и его физиологическая роль в условиях стресса // Матер. XI делегатск. съезда РБО. Новосибирск, Барнаул, 2003. Ч. 2. С. 155—156.

Chambers P., Prepas E. Underwater spectral attenuation and its effect on the maximum depth of angiosperm colonization // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 1010—1017.

Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin // Bioch. Biophys. Acta. 1990. Vol. 1020. P. 1—24.

Goodwin T. W. The Biochemistry of the Carotenoids. Vol. 1: Plants. London, 1980. 560 p.

Lange de H. The attenuation of ultraviolet and Visible radiation in Dutch inland waters // Aquatic Ecol., 2000. Vol. 34. P. 215—226.

Les D., Sheridan D. Biochemical heterophylly and flavonoid evolution in north american *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 453—465.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and Carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York etc. 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // Bioch. sos. Trans. 1984. Vol. 11. P. 591.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

Shreve A., Trautman J., Owens T. G., Albrecht A. C. A femosecond study of electronic state dynamics of fucoxanthin and implications for photosynthetic carotenoid-to-chlorophyll energy transfer mechanisms // Chem. Phys. 1991. Vol. 154. P. 171—178.

SUMMARY

The contents of individual chlorophyll (Chl) and carotenoids, their quantitative and qualitative correlations in 3 submerged species of the *Potamogetonaceae* from different parts of the littoral zone of the Gulf of Finland have been analysed and compared. These parts of the coastal zone vary in the degree of water turbidity. Chl a/b ratios were found to reduce as water-turbidity increased. This can point to a larger part of Chl belonging to the LHCPs and would indicate shade type or low-irradiance adaptation. These changes in chlorophyll pigments are also accompanied with accumulation of rarely occurring red keto-carotenoid rhodoxanthin in leaves of all the species of pond-weeds. Rhodoxanthin amount depended on dispersed organic matter. The dispersed organics is known to affect the light spectrum by means of absorption of the long wave part of it. The absorption spectrum of rhodoxanthin differs from that of other carotenoids and chlorophylls, lying in the wavelength range of 500—550 nm. It can be suggested that rhodoxanthin increases the light-harvesting ability of submerged leaves in the water of low transparency.

УДК 581.526.52 : 581.174

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© М. Г. Буинова, Н. К. Бадмаева

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА СОЛЕНОГО (ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

M. G. BUINOVA, N. K. BADMAEVA. THE CONTENT OF CHLOROPHYLL IN THE MEMBERS OF HALOPHYTIC FLORA IN THE ENVIRONS OF SOLENOYE LAKE (WEST TRANSBAICALIA)

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: buinova@biol.bsc.buryatia.ru; nbadmaeva@biol.bsc.buryatia.ru
Поступила 18.04.2003
Окончательный вариант получен 12.08.2003

Проведено сравнительное исследование содержания хлорофиллов у растений-галофитов различной экологии и степных растений, окружающих оз. Соленое. Минимальным содержанием хлорофилла отличаются растения гипергалофильных сообществ на мокрых и пересыхающих солончаках, произрастающие в соленой болотной воде. Высоким содержанием хлорофилла отличаются растения галофильных сообществ с доминантами *Leymus chinensis* и *Achnatherum splendens* при всех способах расчета. Степные растения по содержанию хлорофилла занимают среднее положение между растениями гипергалофильных и галофильных сообществ. Выявлена обратная связь между содержанием хлорофилла у растений и засоленностью субстрата: чем выше содержание соли, тем ниже содержание хлорофилла.

Ключевые слова: хлорофилл, галофит, солончаки, Забайкалье, Восточная Сибирь.

Территория Западного Забайкалья характеризуется большим числом (более 10) соленых озер, расположенных среди степных ландшафтов. Все они характеризуются различиями в степени минерализации воды и видовом составе приозерных растений. Кроме соленых озер, на территории Западного Забайкалья вследствие высо-

ТАБЛИЦА 1

Химический состав воды озер Гусиноозерской котловины мг/л
(по Рампиловой и др., 1972)

Место взятия проб	Сумма солей	Ионы					
		CO_3^{2-}	HCO^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}
Оз. Соленое	8416.2	11.50	775.9	2862.7	4280.1	68.9	417.1
Оз. Солгото	472.9	2.40	351.4	9.9	11.8	64.1	33.3
Оз. Гусиное	223.2	0.96	158.6	11.4	14.8	22.5	14.9

кой аридности климата широко распространены солонцовые, солончаковые биотопы естественного и антропогенного (постирригационного) засоления. Оз. Соленое, где проведена настоящая работа, характеризуется уникальной прибрежной растительностью. Оно расположено в Загустайской низменности Гусиноозерской котловины, в наиболее засушливой части Западного Забайкалья. Среднемноголетняя годовая сумма осадков составляет 225 мм, часто их выпадает менее половины нормы, а в самые засушливые годы — всего до 20 мм. Основная часть осадков выпадает во второй половине лета — в июле—августе.

В целом климат Гусиноозерской котловины резко континентальный: зима холодная, малоснежная, высота снежного покрова составляет в среднем 7 см, а лето сухое и жаркое. В конце марта—начале апреля снег полностью сходит, и поверхность почвы подвергается интенсивному иссушению (Жуков, 1960).

По химическому составу почвенно-грунтовые воды на значительной площади Загустайской низменности относятся к группе пресных вод. Оз. Соленое относится к сульфатным озерам континентального происхождения (Бутырин, 1925). Соли содержатся не только в растворенном виде, но и образуют пластовые отложения. Минерализация воды оз. Соленого наибольшая (8416.2 мг/л) по сравнению с другими озерами Гусиноозерской котловины (Рампилова и др., 1972). Основной вклад в минерализацию вносят сульфаты — 4280.1 мг/л и хлориды — 2862.7 мг/л (табл. 1). Вода оз. Соленого по степени минерализации относится к солоноватому типу с содержанием соли 3—10 г/л (Шварцов, 1998).

Из обзора мировой литературы по галофитам (Шамсутдинов и др., 2000) известны лишь единичные работы, связанные с пигментной системой, большей частью культурных растений: Л. К. Клышева — о существенном влиянии солей на структурно-функциональное состояние хлоропластов и угнетение синтеза хлорофилла, С. Р. Аллахвердыева и А. Г. Четверикова — о заметном влиянии на реакционные центры фотосистем растений хны, а также В. И. Легенченко и др. — о нарушении энергетического взаимодействия между пигмент-белковыми комплексами в листьях ячменя. Подобные исследования были проведены Б. П. Строгановым (1962); в них показано отрицательное действие соли на прочность связи хлорофилла с белком и разрушение хлорофилла у хлопчатника, произрастающего в условиях разнокачественного засоления. Группа авторов (Алина и др., 1984) обнаружила, что хлоридное засоление тормозит накопление хлорофилла в хлоропластах листьев молодых растений гороха на фоне высокой интенсивности света. Имеются также сведения о содержании хлорофилла в листьях некоторых растений, произрастающих на песчаных солончаках аридных зон Узбекистана (Захарьянц и др., 1971; Наабер, 1975; Адаптация..., 1983), в пустынях Каракумы и Гоби (Попова и др., 1984; Маслова и др., 1987, 1992). Однако еще недостаточно исследовано содержание пигментов в листьях растений в естественных условиях произрастания на засоленно-увлажненных субстратах.

Цель наших исследований — изучение содержания хлорофилла ($a + b$) в листьях растений на сульфатно-хлоридных почвах с различной степенью засоления и увлажнения.

В задачи исследования входило: 1) сравнительное изучение содержания и соотношения хлорофиллов ($a + b$) у облигатных и факультативных галофитов и степных растений; 2) изучение зависимости содержания хлорофиллов у растений от степени засоленности субстрата.

Материал и методика

В работе представлены репрезентативные материалы по содержанию хлорофилла у галофитов, проведенные в течение 3 лет у восточного берега оз. Соленого (рис. 1). Здесь почвенный покров представлен наиболее контрастными типами: каштаново-луговые солонцы (точки 4 и 5), луговые солончаковые (1 и 2), лугово-болотные солончаковые (точка 3). Почвы относятся к лугово-содово-сульфатным солончакам, маломощным, малогумусным и характеризующимся сильным засолением верхних горизонтов до 1 м и глубже. Реакция вытяжки сильнощелочная. Для сравнения приводятся данные по содержанию хлорофилла у степных растений из гликофильных сообществ, расположенных в удалении от озера (точка 6). Распределение галофитов по степени содержания соли в субстрате мы приводим по P. Quesel (Сахара..., 1990).

Участки исследования и сообщества галофитов приведены на рис. 1; видовой состав ценозов показан в табл. 2. Для анализа использован ряд источников: экологические группы растений устанавливались по работе А. В. Куминовой (1976); облигатные и факультативные галофиты — по работам П. А. Генкеля (1959), Б. П. Строганова (1962) и З. Ш. Шамсутдинова с соавт. (2000); принадлежность к поясно-зональным группам определялась по Л. И. Малышеву и Г. А. Пешковой (1984). Названия растений даны по С. К. Черепанову (1995). Всего исследовано 59 видов растений; 29 из них являются степными видами, 11 — видами гипергало-

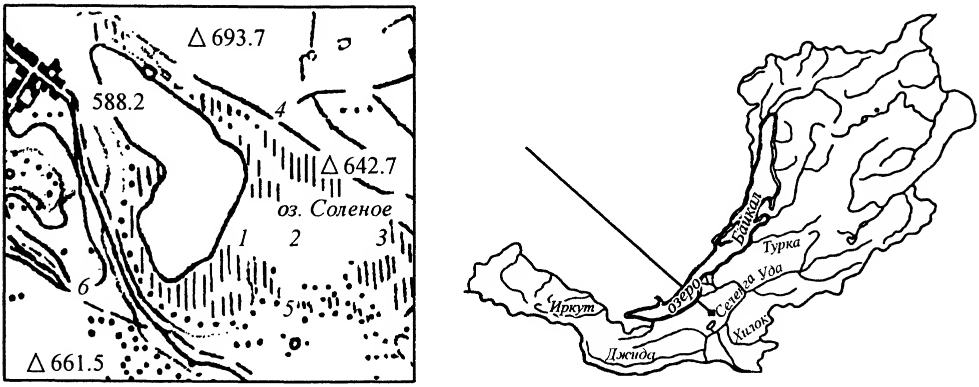


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

1 — гипергалофильное сообщество на увлажненных почвах с доминантом *Salicornia europaea*; *2* — гипергалофильное сообщество на лугово-болотных солончаках (болото); *3* — гипергалофильное сообщество на пересыхающих почвах с доминантом *Nitraria sibirica*; *4* — галофильное сообщество с доминантом *Leymus chinensis* на каштаново-луговых солонцах; *5* — галофильное сообщество с доминантом *Achnatherum splendens* на каштаново-луговых солонцах; *6* — разнотравно-осоково-злаковая степная растительность на каштановых почвах. Δ — высота над ур. м., м.

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофиллов в листьях растений различных сообществ

Виды	Содержание хлорофиллов			Экологическая группа
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2	
Гипергалофильное сообщество на увлажненных почвах				
Salicornia europaea L.	0.25 ± 0.01	1.41 ± 0.01		ЭГ
Chenopodium glaucum L.	0.57 ± 0.03	1.96 ± 0.03	0.97 ± 0.03	ГМ
C. chenopodioides (L.) Aell.	0.42 ± 0.03	1.72 ± 0.01	—	ЭГ
Suaeda corniculata (C. A. Meyer) Bunge	0.22 ± 0.01	1.45 ± 0.01	1.86 ± 0.02	Г-ГМ
Galatella dahurica DC.	0.55 ± 0.03	—	—	ГМ
Halerpestes salsuginosa (Pallas ex Georgi) Greene	0.82 ± 0.01	2.99 ± 0.02	3.69 ± 0.01	Г-ГМ
Saussurea amara (L.) DC.	0.28 ± 0.02	3.36 ± 0.01	0.86 ± 0.03	Г-ГМ
Kadenia salina (Turcz.) Lavrova et V. Tichom.	0.82 ± 0.02	4.84 ± 0.02	—	ГМ
Atriplex sibirica L.	0.88 ± 0.04	3.96 ± 0.03	—	КГ
Polygonum laxmannii Lepech.	0.88 ± 0.03	3.35 ± 0.01	—	К
Salsola collina Pall.	0.48 ± 0.01	2.46 ± 0.01	—	ЭГ
Гипергалофильное сообщество на лугово-болотных солончаках (болото)				
Glaux maritima L.	0.60 ± 0.03	—	—	ГМ
Epilobium palustre L.	0.95 ± 0.02	—	—	
Typha laxmanii Lepech.	1.00 ± 0.02	—	—	
Triglochin palustre L.	0.57 ± 0.05	1.96 ± 0.03	0.97 ± 0.03	Г-Гидр.
Гипергалофильная группа на пересыхающих почвах				
Nitratia sibirica Pallas	0.67 ± 0.04	3.65 ± 0.02	4.32 ± 0.01	ЭГ
Triglochin maritimum L.	0.52 ± 0.05	2.31 ± 0.02	—	Г-ГМ
Calamagrostis salina Tzvelev	1.50 ± 0.02	5.97 ± 0.01	—	Г-ГМ
Puccinellia macranthera Krecz.	2.26 ± 0.02	5.46 ± 0.02	—	Г-КМ
Saussurea amara (L.) DC.	0.72 ± 0.01	4.53 ± 0.01	—	Г-ГМ
Галофильное сообщество на каштаново-луговых солонцах с доминантом *Leymus chinensis*				
Leymus chinensis (Trin.) Tzvelev	1.56 ± 0.03	6.84 ± 0.03	2.38 ± 0.01	МК
Iris biglumis Vahl	1.90 ± 0.03	4.80 ± 0.03	7.9 ± 0.03	Г-ГМ
Caragana spinosa (L.) Vahl ex Hornem.	2.13 ± 0.04	4.41 ± 0.03	—	КГ
Convolvulus ammanii Desr.	1.78 ± 0.02	2.59 ± 0.01	5.2 ± 0.04	ГК
Hordeum brevisibulatum (Trin.) Link	1.94 ± 0.01	7.54 ± 0.01	—	Г-КМ
Potentilla anserina L.	1.83 ± 0.01	5.74 ± 0.02	3.22 ± 0.02	ГМ
Kochia prostrata (L.) Schrader	1.15 ± 0.01	4.87 ± 0.01	—	ГК
Галофильное сообщество на каштаново-луговых солонцах с доминантом *Achnatherum splendens*				
Achnatherum splendens (Trin.) Nevski	2.50 ± 0.02	4.76 ± 0.06	5.7 ± 0.02	КГ
Limonium aureum (L.) Hill et Kuntze	1.25 ± 0.02	3.51 ± 0.03	1.96 ± 0.01	ГМК
Convolvulus ammanii Desr.	1.87 ± 0.01	3.07 ± 0.01	—	ГК
Разнотравно-осоково-злаковая степная растительность на каштановых почвах				
Orostachys malacophylla (Pallas) Fischer	0.40 ± 0.03	—	—	КГ
Sibbaldianthe adpressa (Bunge) Juz.	2.15 ± 0.02	—	3.44 ± 0.04	КГ
Goniolimon speciosum (L.) Boiss.	1.19 ± 0.01	4.78 ± 0.01	—	КГ
Arctogeron gramineum (L.) DC.	1.10 ± 0.04	3.59 ± 0.06	9.11 ± 0.04	КГ
Caragana pygmaea (L.) DC.	2.13 ± 0.07	4.41 ± 0.05	—	К
Oxytropis oxyphylla (Pall.) DC.	0.93 ± 0.03	4.11 ± 0.03	1.54 ± 0.03	К

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	Содержание хлорофиллов			Экологическая группа
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2	
Разнотравно-осоково-злаковая степная растительность на каштановых почвах				
Astragalus suffruticosus Pallas	2.93 ± 0.03	5.16 ± 0.03	—	К
Artemisia frigida Willd.	2.34 ± 0.01	5.94 ± 0.01	—	К
Chamaerhodos altaica (Laxm.) Bunge	1.05 ± 0.01	3.14 ± 0.01	—	КМ
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.	3.55 ± 0.02	6.67 ± 0.02	—	КМ
Iris humilis Georgi	1.16 ± 0.02	4.43 ± 0.01	1.51 ± 0.01	К
Agropyron cristatum (L.) Beauv.	1.44 ± 0.02	5.16 ± 0.02	3.23 ± 0.03	К
Koeleria cristata (L.) Pers.	1.42 ± 0.03	4.56 ± 0.03	3.23 ± 0.03	К
Festuca lenensis Drobov	1.17 ± 0.03	6.15 ± 0.01	—	К
Carex duriuscula C. A. Meyer	1.78 ± 0.01	3.68 ± 0.01	—	К
Potentilla sericea L.	2.65 ± 0.03	6.25 ± 0.03	3.41 ± 0.02	К
P. acaulis L.	1.54 ± 0.02	3.17 ± 0.02	3.10 ± 0.02	К
Scorzonera austriaca Willd.	1.95 ± 0.01	4.89 ± 0.01	—	К
Thymus serpyllum L.	1.94 ± 0.01	4.26 ± 0.01	—	К
Panzerina lanata (L.) Soják	2.87 ± 0.02	5.57 ± 0.02	2.44 ± 0.02	К
Androsace incana Lam.	1.21 ± 0.01	3.43 ± 0.01	—	К
Erysimum cheiranthoides Lam.	1.55 ± 0.01	5.11 ± 0.01	—	К
Ephedra dahurica Turcz.	0.80 ± 0.01	6.23 ± 0.01	—	К
E. monosperma C. A. Meyer	0.80 ± 0.01	6.78 ± 0.01	—	К
Veronica incana L.	0.95 ± 0.01	4.05 ± 0.01	—	К
Clausia aprica (Stephan) Korn.-Tr.	1.05 ± 0.02	4.82 ± 0.02	3.04 ± 0.02	К
Crepis crocea (Laxm.) Babc.	1.78 ± 0.04	4.17 ± 0.04	2.95 ± 0.04	К
Polygala sibirica L.	1.76 ± 0.02	3.98 ± 0.02	—	К
Ptilotrichum tenuifolium (Steph.) C. A. Meyer	1.79 ± 0.01	4.47 ± 0.01	—	К

Примечание. Г-ГМ — галогигромезофит; Г-Гидр. — галогидрофит; ГК — галоксерофит; Г-КМ — галоксеромезофит; ГМ — галомезофит; ГМК — галомезоксерофит; К — ксерофит; КГ — ксерогалофит; КМ — ксеромезофит; МК — мезоксерофит; ЭГ — эугалофит.

фильных сообществ на мокрых солончаках, 4 — видами гипергалофильных сообществ на лугово-болотных солончаках, 5 — видами гипергалофильных сообществ на пересыхающих солончаках (видовой состав сообщества небольшой), 10 — видами галофильных сообществ с доминантами *Leymus chinensis* (7 видов) и *Achnatherum splendens* (3 вида).

Растительный материал фиксировали в 96%-м спирте (Бажанова и др., 1964). Для анализа растения брали в утренние часы, большей частью в фазе цветения. Концентрацию хлорофилла в растворе определяли на спектрофотометре СФ-46. Расчет содержания хлорофилла проводился по формулам Wintermans, De Mots (Гавриленко и др., 1975). Содержание хлорофилла рассчитывали на единицу сырой и сухой массы, а при возможности — и на единицу площади листа. При интерпретации данных пользовались величинами содержания хлорофилла, рассчитанными на единицу сырой массы, так как эта единица отражает состояние фотоактивности живого растения, в котором существование пигментных систем связано с белковым комплексом (Ефимов и др., 1977). Математическую обработку проводили по В. Л. Вознесенскому (1969). Для средних величин (М) содержания хлорофилла находили доверительные интервалы (±m).

Результаты и обсуждение

Содержание хлорофилла в листьях растений, относящихся к различным сообществам и произрастающих в разных экотопах, приведено в табл. 2. Как видно из этой таблицы, количество хлорофилла в листьях исследованных растений варьирует в очень широких пределах: от 0.22 до 3.55 мг/г сырой массы или от 1.41 до 7.54 мг/г сухой массы и от 0.86 до 9.11 мг/дм^2 площади листа. Наибольшее содержание хлорофилла в листьях растений наблюдается в галофильном сообществе (*Achnatherum splendens*), минимальное — в гипергалофильном сообществе на мокрых солончаках (*Salicornia europaea*). Внутри каждого сообщества наблюдаются большие колебания в содержании хлорофилла, особенно сильно они отмечены у растений гипергалофильного сообщества на мокрых солончаках (*Salicornia europaea*). Так, содержание хлорофилла в этой группе колеблется от 0.22 до 0.88 мг/г сырой массы. Низкое содержание от 0.22 до 0.50 мг/г сырой массы отмечено в листьях *Suaeda corniculata*, *Salicornia europaea* и др. (табл. 2). В то же время есть виды с более высоким содержанием хлорофилла (от 0.55 до 0.88 мг/г сырой массы): *Galatella dahurica*, *Atriplex sibirica*, *Halerpestes salsuginosa* (табл. 2).

Среди видов гипергалофильного сообщества на пересыхающих почвах в содержании хлорофилла также наблюдаются большие колебания — от 0.52 до 2.26 мг/г сырой массы. Высокое содержание хлорофилла отмечено у видов из семейства злаковых (*Puccinellia macranthera*), низкое — у эугалофитов *Triglochin maritimum*, *Saussurea amara*, *Nitraria sibirica* (табл. 2).

Сравнение облигатных и факультативных галофитов показало различное содержание хлорофилла в их листьях. Так, соленакапливающие и солевыделяющие галофиты, относящиеся к облигатным галофитам (*Suaeda corniculata*, *Salicornia europaea*, *Chenopodium chenopodioides*, *Saussurea amara*, *Salsola collina*, *Nitraria sibirica*, *Halerpestes salsuginosa*, *Atriplex sibirica* и др.), отличаются низким содержанием хлорофилла: 0.22—1.05 мг/г сырой массы. В среднем содержание хлорофилла у облигатных галофитов находится в пределах 0.55 мг/г сырой массы. Содержание хлорофилла у факультативных галофитов выше за счет большего количества видов из семейства злаковых, отличающихся высоким содержанием хлорофилла (*Achnatherum splendens*, *Leymus chinensis*, *Puccinellia macranthera* и др.), и в среднем составляет 1.53 мг/г сырой массы.

Виды галофильных сообществ с доминантами *Achnatherum splendens* и *Leymus chinensis* характеризуются высоким содержанием хлорофилла, особенно растения сообщества *Achnatherum splendens*. Среднее содержание хлорофилла в растениях этой группы — 1.88 мг, в то время как у видов галофильного сообщества с *Leymus chinensis* оно составляет 1.64 мг/г сырой массы.

Содержание хлорофилла в листьях степных видов варьирует от 0.40 до 3.55 мг/г сырой массы. Все изученные виды по содержанию хлорофилла можно разделить на 3 группы: 1-я — растения с содержанием хлорофилла от 0.40 до 1.10 мг/г сырой массы. К этой группе относятся *Orostachys malacophylla* — 0.40 мг, *Ephedra dahurica* — 0.80, *E. monosperma* — 0.80, *Veronica incana* — 0.95, *Chamaerhodos altaica* — 1.05 мг/г сырой массы и т. д.; 2-я — растения с содержанием хлорофилла от 1.10 до 2.15 мг/г сырой массы: *Arctogeron gramineum* — 1.10 мг, *Festuca lenensis* — 1.17, *Goniolimon speciosum* — 1.19, *Androsace incana* — 1.21, *Erysimum cheiranthoides* — 1.55, *Sibbaldianthe adpressa* — 2.15 мг и др.; 3-я — растения с содержанием хлорофилла от 2.20 до 3.55 мг/г сырой массы. Так, в этой группе наибольшее содержание хлорофилла отмечено у *Pulsatilla turczaninovii* — 3.55 мг, *Astragalus suffruticosus* — 2.93, *Panzerina lanata* — 2.87, *Potentilla seri-*

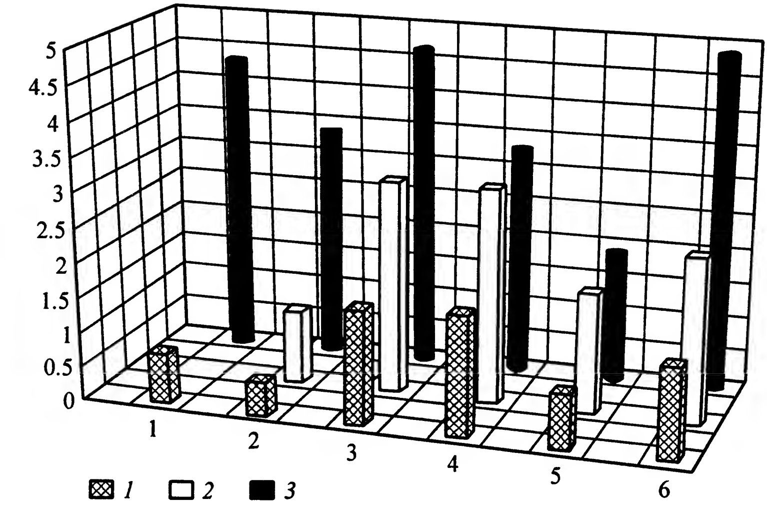


Рис. 2. Содержание хлорофилла у растений различных группировок галофильной растительности оз. Соленого.

1 — мг/г сырой массы; *2* — мг/г сухой массы; *3* — мг/дм^2. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

cea — 2.65, *Artemisia frigida* — 2.34, *Caragana pygmaea* — 2.13 мг/г сырой массы и др.

Среднее содержание хлорофилла в разных сообществах показано на гистограмме (рис. 2). Из нее видно, что содержание хлорофиллов наименьшее у растений гипергалофильного сообщества на увлажненных почвах, затем идут гипергалофильное сообщество на пересыхающих почвах и водно-болотная группа, степная и галофильные группы с *Achnatherum splendens* и *Leymus chinensis*. По среднему содержанию хлорофиллов в листьях растений изученных сообществ можно расположить в следующий возрастающий ряд (мг/г сырой массы): гипергалофильное сообщество с доминантом *Salicornia europaea* (0.50) → лугово-болотные солончаки (0.78) → гипергалофильное сообщество с доминантом *Nitraria sibirica* (1.13) → разнотравно-осоково-злаковая степная растительность на каштановых почвах (1.54) → галофильная группа с доминантом *Leymus chinensis* (1.63) → галофильная группа с доминантом *Achnatherum splendens* (1.88).

Содержание хлорофилла в листьях исследованных видов зависит от принадлежности к тем или иным экологическим группам (табл. 3). Низким содержанием хлорофилла отличаются эугалофиты — в среднем 0.37 мг/г сырой массы и галоме-

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофиллов (*a* + *b*) у растений разных экологических групп

Экологическая группа	Содержание хлорофиллов		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Ксерогалофиты	1.43 ± 0.04	2.95 ± 0.01	4.29 ± 0.02
Галомезофиты	0.57 ± 0.02	1.30 ± 0.01	3.69 ± 0.03
Мезогалофиты	1.41 ± 0.01	5.79 ± 0.08	—
Эугалофиты	0.37 ± 0.06	2.31 ± 0.01	2.27 ± 0.01
Галомезогигрофиты	2.9 ± 0.03	5.91 ± 0.03	—

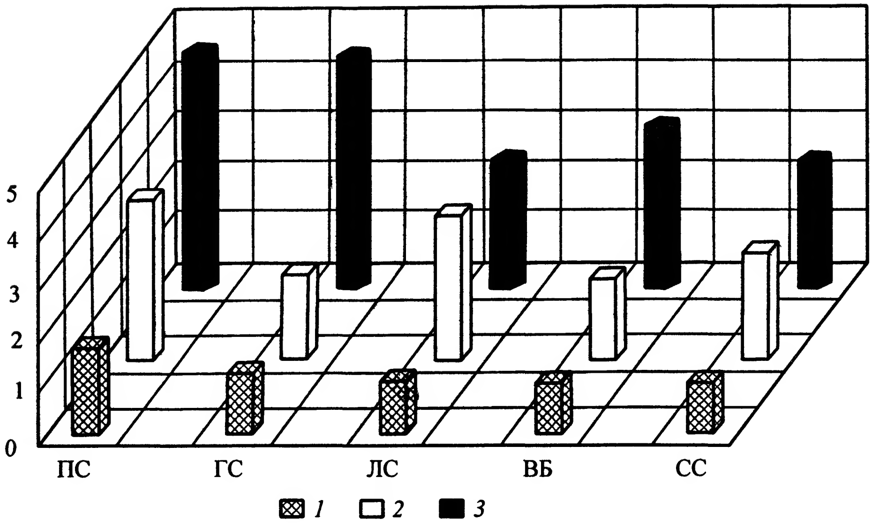


Рис. 3. Содержание хлорофилла в листьях растений различных поясно-зональных групп.

Группы: ВБ — водно-болотная (4 вида); ГС — горно-степная (8 видов); ЛС — лесостепная (3 вида); ПС — пустынно-степная (5 видов); СС — собственно-степная. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

зофиты — 0.57 мг/г сырой массы. У мезо- и ксерогалофитов содержание хлорофилла высокое при расчете на единицу сырой и особенно сухой массы.

Распределение содержания хлорофилла у растений в зависимости от поясно-зональной принадлежности (рис. 3) показало, что максимальное содержание хлорофиллов в расчете на единицу сырой массы и сухой массы листа наблюдается у видов пустынно-степной группы (*Panzerina lanata*, *Achnatherum splendens*, *Limonium aureum*, *Convolvulus ammanii*, *Nitraria sibirica*). Количество хлорофилла у растений горно-степной группы составляет 1.17 мг/г сырой массы и 1.68 мг/г сухой массы, у видов лесостепной группы — 0.99 мг/г сырой массы и 2.84 мг/г сухой массы. У собственно-степных видов содержание хлорофилла составляет 0.95 и 2.09 соответственно, а на единицу площади листа варьирует в пределах от 2.38 до 4.51 мг/г, причем максимальное содержание наблюдается у видов пустынно-степной группы, а минимальное — у лесостепной и степной групп. Низким содержанием хлорофилла на единицу сырой массы отличаются виды водно-болотной группы — 0.94 мг/г, причем в расчете на единицу сухой массы количество хлорофилла тоже низкое — 1.56 мг/г (рис. 3).

Содержание хлорофилла зависит от степени засоленности субстрата. По данным Н. Г. Несветайловой (1964), сильнозасоленные почвы содержат соли от 1.01 до 2.0 %, среднезасоленные — 0.51—1.0 и слабозасоленные — 0.26—0.5 %. Почву, содержащую 2.0—5.0 % солей, называют солончаком, она относится к очень сильно засоленным почвам. Практически незасоленными или очень слабо засоленными считаются почвы с содержанием солей 0.1—0.2 %. В наших исследованиях почвы гипергалофильных сообществ на увлажненных, лугово-болотных и пересыхающих солончаках характеризуются содержанием солей до 2.05—2.33 % и соответственно содержание хлорофилла у всех изученных растений низкое: 0.50, 0.78 и 1.13 мг/г сырой массы. У галофильных сообществ с доминантами *Leymus chinensis* и *Achnatherum splendens* в сухом остатке почвы содержится соли меньше, чем в первых трех сообществах. Содержание хлорофилла в листьях этих сообществ соответственно 1.63 и 1.88 мг/г сырой массы, что в 2—3 раза выше, чем у предыдущих сообществ.

Таким образом, наблюдается обратная зависимость между содержанием хлорофилла в листьях галофитов и засоленностью почвы — чем выше содержание соли в субстрате, тем ниже содержание хлорофилла в листьях галофитов.

Выводы

1. Содержание хлорофиллов *a* + *b* различно у растений разных групп галофильной экосистемы: низкое у видов растений гипергалофильных групп на мокрых, лугово-болотных и пересыхающих солончаках, высокое — у галофильных групп с доминантами *Leymus chinensis* и *Achnatherum splendens*.
2. Гипергалофильные галофиты на мокрых и лугово-болотных солончаках отличаются более низким содержанием хлорофилла, чем галофиты на пересыхающих солончаках.
3. Облигатные галофиты отличаются низким содержанием хлорофилла по сравнению с факультативными галофитами.
4. Между засоленностью почвы и содержанием хлорофилла в листьях растений наблюдается обратная зависимость: чем выше засоленность, тем ниже количество хлорофилла.
5. Содержание хлорофиллов *a* + *b* у гипергалофильных видов на мокрых, лугово-болотных и пересыхающих солончаках в 1.5—2 раза ниже по сравнению со степными растениями, составляющими окружающую экосистему.
6. Растения галофильных групп с доминантами *Leymus chinensis* и *Achnatherum splendens* имеют близкие значения содержания хлорофилла со степными видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адаптация кормовых растений к условиям аридной зоны Узбекистана. Ташкент, 1983. 304 с.

Алина Б. А., Баймухашеева Б. Г., Клышев Л. К. Влияние хлоридного засоления на состояние хлоропластов // Физиол. раст. 1984. Т. 31. Вып. 5. С. 815—824.

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований. М.; Л., 1964. 121 с.

Бутырин П. Н. Горько-соленые озера Бурят-Монгольской республики и их промышленное значение. Верхнеудинск, 1925. 22 с.

Вознесенский В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных. Л., 1969. 83 с.

Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М., 1975. 392 с.

Генкель П. А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения // XII Тимирязевские чтения. М., 1959. 84 с.

Горышкина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Ефимов М. В., Буинова М. Г., Ефимова Г. М. Оптические параметры и динамика фотосинтетически активных пигментов в агрофитоценозах // Физиология и продуктивность растений в Забайкалье. Улан-Удэ, 1977. С. 3—45.

Жуков В. И. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1960. 186 с.

Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. Ф. и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент, 1971. 264 с.

Куминова А. В. Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 423 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.

Маслова Т. Г., Попова О. Ф., Слемнев Н. И., Попова И. А. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1082.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф., Гамалей Ю. В. Многоуровневый анализ локализации пластидных пигментов у пустынных растений // Физиол. раст. 1992. Т. 3. Вып. 5. С. 954—961.

Наабер Л. Х. Влияние влажности почвы на пигментный комплекс пустынных растений // Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент, 1975. 98 с.

Несветайлова Н. Г. Эколого-географические предпосылки геоботанической индикации засоления почвообразующих пород // Тр. Моск. общ-ва испыт. прир. 1964. Т. 8. С. 185—192.

Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А., Маслова Т. Г. Содержание пигментов у растений пустынь Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 334—343.

Рампилова М. А., Петрович П. И., Судакова Е. А. Почвенный и растительный покров Загустайской низменности // Растительный покров и продуктивность сенокосов и пастбищ Бурятии. Улан-Удэ, 1972. С. 3—64.

Сахара: солончаки и галофиты / Под ред. В. Е. Соколова. М., 1990. С. 108—112.

Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении). М., 1962. 368 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шамсутдинов З. Ш., Савченко И. В., Шамсутдинов Н. З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М., 2000. 399 с.

Шварцов С. Л. Гидрогеохимия зоны гипергенеза. М., 1998. 366 с.

SUMMARY

The comparative analysis of chlorophyll content in leaves of halophytic and glycophilous plants of Solenoye Lake environs was carried out. The chlorophyll content was found to have minimal values in the leaves of hyperhalophytic group (plants of wet and dry salt-marshes). Among them, the highest values of the chlorophyll content were shown by plants occurring in halophylous communities predominated with *Leymus chinensis* and *Achnatherum splendens*. The chlorophyll content in steppe plants has intermediate values between plants of halophytic and hyperhalophytic communities. The inverse relation between the chlorophyll content and the substrate salinity was found.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© **Н. Н. Цвелёв**

НОВЫЙ РОД – *PSEUDOSCLEROCHLOA* И НОВЫЙ ВИД *PUCCINELLIA QINGHAICA* СЕМЕЙСТВА *POACEAE*

N. N. TZVELEV. THE NEW GENUS *PSEUDOSCLEROCHLOA* AND THE NEW SPECIES *PUCCINELLIA QINGHAICA* OF THE FAMILY *POACEAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.12.2003

2 вида рода *Puccinellia* Parl., промежуточные между этим родом и родом *Sclerochloa* P. Beauv., выделяются в особый род *Pseudosclerochloa* Tzvel. с типом *P. rupestris* (With.) Tzvel. Для России приводятся 53 вида *Puccinellia*, для Китая — 49, из которых 1 из Цинхая — *P. qinghaica* Tzvel. — описан как новый для науки. *P. sachalinensis* Ohwi вляется синонимом *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath.

Ключевые слова: новый род, *Pseudosclerochloa*, *Poaceae*.

Puccinellia Parl. (бескильница) — один из крупных (около 150 видов) и еще недостаточно изученных родов преимущественно внетропической трибы *Poeae*. По своему ареалу он сходен с такими более известными родами этой трибы, как *Poa* L. и *Festuca* L.: распространен во всех внетропических областях обоих полушарий (и биполярно!), но заходит и в высокогорья тропиков. Кроме того, он преимущественно галофильный, и многие его виды обитают как на морских побережьях, так и на внутриконтинентальных солончаках и солонцах.

В эволюции рода очень большое значение имела гибридизация, следствием чего являются не только трудности при различении видов, но и трудности с установлением внутриродовых подразделений, которые как бы сливаются друг с другом за счет гибридогенных видов. Более обособлена эндемичная для Арктики секция *Pseudocolpodium* Tzvel., позднее переведенная в ранг подрода *Pseudocolpodium* (Tzvel.) W. E. Hughes, но и этот таксон связан гибридным видом *P.* × *beringensis* Tzvel. с остальной частью рода. Интересно, что виды этого подрода, преимущественно являющиеся диплоидами с 2n = 14, гибридизируют не только с другими видами рода, но и с мало похожими на них видами рода *Phippsia* R. Br., что послужило основанием для присоединения всех видов *Puccinellia* к роду *Phippsia* (Löve, Löve, 1975).

Еще более обособленными от большинства видов *Puccinellia* являются 2 однолетних вида этого рода: *P. rupestris* (With.) Fern. et Weath. из Западной Европы и очень близкий к нему вид *P. kengiana* Ohwi из Восточного Китая. В оставшейся неопубликованной кандидатской диссертации «Монография рода бескильница (*Puccinellia* Parl.)» (Цвелёв, 1954 : 527) эти виды были выделены нами в секцию *Pseudosclerochloa* Tzvel., но позднее (Цвелёв, 1957 : 28) они были переведены в род *Sclerochloa* P. Beauv., хотя опубликованная в этой статье комбинация *Sclerochloa kengiana* (Ohwi) Tzvel. была незаконной. Эти виды действительно занимают промежуточное положение между родами *Puccinellia* и *Sclerochloa* и, возможно, происходят от их давней гибридизации. В настоящее время *Sclerochloa*, по-видимому, самоопылитель, что не исключает возможности опыления пыльцой других видов.

На наш взгляд, лучшим решением вопроса о родовой принадлежности этих двух видов является выделение их в самостоятельный род *Pseudosclerochloa*. От *Puccinellia* он отличается однолетностью, однобокой и жесткой метелкой с короткими веточками, почти до основания несущими колоски на очень коротких толстых ножках, утолщенной осью колоска и более или менее хрящеватыми чешуями колоска, из которых нижние цветковые чешуи имеют в верхней половине выступающий киль, а от *Sclerochloa* — более разветвленными метелками и меньшим количеством жилок на чешуях колоска.

На бóльшую близость *Pseudosclerochloa* к *Puccinellia* s. str., казалось бы, указывает наличие стерильных гибридов *Puccinellia distans* × *P. rupestris* = *P.* × *pannonica* (Hack.) Holmb., а гибриды *Puccinellia* со *Sclerochloa dura* (L.) P. Beauv. пока еще не отмечены. Кроме того, у вида *Puccinellia fasciculata* (Torr.) Bickn. из Зап. Европы и Сев. Америки имеются жестковатые и несколько однобокие метелки, что, возможно, также является результатом примеси генов *Sclerochloa*. Однако сходство *Pseudosclerochloa* со *Sclerochloa* также очень велико и явно не является только внешним. Отметим также, что по молекулярно-генетическим данным (Dieringer, Cabrera, 1994) *Sclerochloa* является самым близким родом к *Puccinellia*.

Pseudosclerochloa Tzvel. gen. nov. (*Poaceae*, *Pooideae*) Plantae annuae, rarius biennes vel pauciennes, canescenti-virides, 4—30(40) cm altae, vulgo caespitulos densos formantes. Laminae planae vel laxe complicatae, 1.5—4 mm lt.; vaginae fissae; ligulae 1.5—4 mm lg., membranaceae. Paniculae 1.5—9 cm lg., vulgo oblongae, sat densae, unilaterales, valde rigidae, ramis fere ad basin spiculas gerentibus; pedicelli crassiusculi, vulgo brevissimi. Spiculae 2—5-florae, rachillis crassiusculis. Glumae lemmatibus breviores, vulgo obtusae, 1.5—2.3 mm lg., 1—3-nerves, in parte inferiore cartilagineae. Lemmata 2—3.2 mm lg., oblonga, obtusiuscula, glabra, plus minusve cartilaginea, 3—5-nervia, in dimidio superiore valde carinata; paleae lemmati subaequales, secus carinas plus minusve scabrae. Caryopsis exsulca, hilo parvo, subrotundo.

Typus: *P. rupestris* (With.) Tzvel.

Affinitas. Generibus *Puccinellia* Parl. et *Sclerochloa* P. Beauv. proxima, sed a prima paniculis rigidis unilateralibus et lemmatibus in dimidio superiore valde carinatis, a secunda paniculis magis ramosis et lemmatibus minus nervosis differt.

Однолетние, реже двулетние или малолетние серовато-зеленые растения 4—30(40) см выс., обычно образующие небольшие густые дерновинки. Листовые пластинки плоские или рыхло вдоль сложенные 1.5—4 мм шир.; влагалища рассеченные; язычки 1.5—4 мм дл., перепончатые. Метелки 1.5—9 см дл., обычно продолговатые, довольно густые, односторонние, очень жесткие, с веточками, почти до основания несущими колоски; ножки колосков толстоватые, обычно очень короткие. Колоски 2—5-цветковые, с толстоватой осью. Колосковые чешуи короче нижних цветковых, обычно тупые, 1.5—2.3 мм дл., с 1—3 жилками, в нижней части хрящеватые. Нижние цветковые чешуи 2—3.2 мм дл., продолговатые, туповатые, голые, более или менее хрящеватые, с 3—5 жилками, в верхней половине с сильно выступающим килем; верхние цветковые чешуи почти равные нижним, вдоль килей более или менее шероховатые. Зерновка без бороздки, с маленьким, почти округлым рубчиком.

Тип: *P. rupestris* (With.) Tzvel.

Родство: Наиболее близок к родам *Puccinellia* Parl. и *Sclerochloa* P. Beauv., от первого отличается однобокой жесткой метелкой и нижними цветковыми чешуями в верхней половине с выступающим килем, а от второго — более ветвистыми метелками и нижними цветковыми чешуями с меньшим количеством жилок.

Species: **Pseudosclerochloa rupestris (With.) Tzvel. comb. nov.** — *Poa rupestris* With., 1796, Bot. Arr. Veg. Brit., ed. 3, 2 : 146. — *Sclerochloa rupestris* (With.) Britt. et Rendle, 1907, Journ. Bot. (London) 45 : 107. — *Puccinellia rupestris* (With.) Fern. et Weath., 1916, Rhodora, 18 : 10. — Зап. и Средняя Европа; заносное в других внетропических странах.

Pseudosclerochloa kengiana (Ohwi) Tzvel. comb. nov. — *Puccinellia kengiana* Ohwi, 1936, Journ. Jap. Bot. 12 : 654. — Вост. Китай. — Этот вид отличается от предыдущего лишь гладкими (а не слабо шероховатыми) веточками метелок и менее шероховатыми по килям верхними цветковыми чешуями. Нами (Цвелёв, 1957 : 28) было высказано предположение о возможном происхождении этого вида из заносных экземпляров *P. rupestris*, что вполне возможно.

В роде *Puccinellia* имеется еще несколько однолетних или малолетних видов, но не имеющих никакого родства с *Pseudosclerochloa*. Это присивашский *P. syvaschica* Bilyk, прикаспийский *P. choresmica* Krecz. и калифорнийский *P. parishii* Hitchc., по строению метелок и колосков вполне сходные с типичными видами *Puccinellia*. Более отличен калифорнийский *P. simplex* Scribn. с острыми коротковолосистыми нижними цветковыми чешуями и колосовидной метелкой, но экземпляров этого оригинального вида мы не видели. Вероятно, он заслуживает выделения в особый внутриродовой таксон.

Для России в настоящее время приводится 53 вида рода *Puccinellia* из 2 подродов: *Puccinellia* s. str. и *Pseudocolpodium* (Tzvel.) W. E. Hughes (1978, Bot. Journ. Linn. Soc. London, 76, 4 : 364), из которых первый представлен 3 очень слабо обособленными друг от друга секциями: *Paralochloa* (Krecz.) Bor, *Xeratropis* (Krecz.) Bor и *Puccinellia*. Большой вклад в систематику российских видов этого рода внесен С. В. Бубновой (1988) в обработке для «Флоры Сибири». Позднее она (Овчинникова, 1989) предложила новую систему рода с делением его на подсекции и ряды.

Многие виды бескильниц распространяются на север вдоль железных дорог, где обычно имеются слабо засоленные местообитания. Так, для наиболее хорошо изученной в отношении заносных растений Удмуртии, кроме обычных *P. distans* (Jacq.) Parl. и *P. hauptiana* Krecz., приводятся еще *P. gigantea* Grossh., *P. kulundensis* Serg., *P. poecilantha* (C. Koch) Grossh., *P. tenuissima* Litv. ex Krecz., *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr. и североамериканская *P. nuttaliana* (Schult.) Hitchc. (Баранова и др., 1988 : 135). Отметим еще, что в любезно присланном нам из Гербария Кью материале по этому роду имелся и изотип сахалинского вида *P. sachalinensis* Ohwi, принятого нами раньше (Цвелёв, 1976 : 507) за синоним *P. distans*. Однако он оказался синонимом другого вида — *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath. В Китае, по нашим данным, известно 49 видов этого рода, не считая выделяемого выше в особый род *P. kengiana* Ohwi. Один из этих видов, вероятно, являющийся высокогорным дериватом широко распространенного в Китае вида *P. manchuriensis* Ohwi, описывается ниже в качестве нового для науки. По-видимому, он является эндемиком Цинхая (Qinghai).

Puccinellia qinghaica Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, caespitosa, 10—25 cm alta. Laminae angustae, laxe convolutae; ligulae 1—1.5 mm lt. Paniculae sat effusae, ramis laevibus, sed in parte superiore paulo scabris, ramis per 1—2 in nodis. Spiculae 2—4-florae, roseolo-violaceae. Lemmata 1.8—2.2 mm lg., prope basin secus nervos pilosiuscula. Antherae 1.1—1.3 mm lg.

Typus: Plants of Qinghai, China, Guinan Xian: Shatongtou, 25 km NE of Wangjia between Guomaying and Tongde. Steppe. 3300 m. 19 VII 1993, B. Bartholomew, M. Gilbert N 27 (CAS).

Affinitas. A specie proxima — *P. tianschanica* (Tzvel.) Ikonn. lemmatibus prope basin pilosis, a specie *P. manchuriensis* Ohwi — culmis humilioribus, panicularum ramis binis et spiculis magis intensi tinctis differt.

Многолетнее дерновинное растение 10—25 см выс. Листовые пластинки узкие, рыхло вдоль свернутые; язычки 1—1.5 мм дл. Метелки довольно раскидистые, с гладкими, но в верхней части немного шероховатыми веточками по 1—2 в узлах. Колоски с 2—4 цветками, розовато-фиолетовые. Нижние цветковые чешуи 1.8—2.2 мм дл., близ основания немного волосистые. Пыльники 1.1—1.3 мм дл.

Родство. От наиболее близкого вида — *P. tianschanica* отличается волосистыми близ основания нижними цветковыми чешуями, от вида *P. manchuriensis* — более низкими стеблями, веточками метелки по 1—2 в узлах и более интенсивно окрашенными колосками.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке по программе ведущих научных школ (НШ — 2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Бубнова С. В. О полиморфном виде *Puccinellia tenuiflora* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1330—1338.

Овчинникова С. В. Обзор сибирских видов рода *Puccinellia* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1786—1792.

Цвелёв Н. Н. Монография рода бескильница (*Puccinellia* Parl.). Канд. дис. Л., 1954. 520 с.

Цвелёв Н. Н. Заметки о злаках флоры СССР // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л. 1957. Т. 18. С. 22—33.

Dieringer G., Cabrera L. Phyllogenetic relationships among *Puccinellia* and allied genera of *Poaceae* as inferred from chloroplast DNA // Am. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 1. P. 119—126.

Löve A., Löve D. Nomenclatural notes on arctic plants // Bot. Not. (Lund). 1975 (1976). Vol. 128. N 4. P. 497—523.

SUMMARY

Two species of the genus *Puccinellia* Parl., namely *P. rupestris* (With.) Fern. et Weath. and *P. kengiana* Ohwi, intermediate between the genera *Puccinellia* and *Sclerochloa* Beauv., are separated in the new genus — *Pseudosclerochloa* Tzvel. gen. nov. (*Poaceae*, *Pooideae*) with a type *P. rupestris* (With.) Tzvel. A new species from China (Qinghai) — *Puccinellia qinghaica* Tzvel. sp. nov. is described. *Puccinellia sachalinensis* Ohwi is a synonym of *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath.

УДК 581.844 + 561.47 : 551.78(571.642) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© Н. И. Блохина

SEQUOIOXYLON SACHALINICUM (*TAXODIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОГО САХАЛИНА

N. I. BLOKHINA. THE NEW SPECIES *SEQUOIOXYLON SACHALINICUM* (*TAXODIACEAE*) FROM THE TERTIARY DEPOSITS OF THE WEST SAKHALIN

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 31-01-93
E-mail: blokhina@ibss.dvo.ru
Поступила 25.04.2003

Новый вид *Sequoioxylon sachalinicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) установлен по анатомическим признакам ископаемой древесины из третичных отложений Западного Сахалина. Древесина вида обнаруживает сочетание анатомических признаков, характерных для древесины современных *Metasequoia* и *Sequoia* (триба *Sequoieae*), но отличается очень низкими лучами.

Ключевые слова: *Sequoioxylon*, *Sequoieae*, *Taxodiaceae*, анатомия древесины, Сахалин, палеоген, неоген.

Настоящая работа является первым исследованием третичных древесин Западного Сахалина. Древесина нового вида, описанного в данной статье, обнаружена автором к югу от г. Александровск-Сахалинский. Древесина плотная, лигнитизированная, местами обугленная, от темно-коричневого до черного цвета, часто сильно смятая в поперечном сечении, годичные кольца невооруженным глазом не различимы; образцы размером 2—8 см в поперечнике и 6—14 см дл.

Образцы ископаемой древесины №№ 12/755-5, 12/755-15 и 12/755-19 собраны на побережье Татарского пролива в 500 м севернее устья р. Агнево (Александровский р-н) и происходят из межконгломератной песчано-алевролитовой пачки (мощностью 10 м) каменской свиты. Наиболее богатые листовые тафоценозы межконгломератных слоев обнаружены в районе пос. Дуэ между устьями рек Огородная и Каменная. Здесь найдены *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Dryophyllum curticellense* (Watel.) Sap. et Marion, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Pterospermites undulatus* Knowlt., *Cinnamomum* sp., *Populus* aff. *kryshtofovichii* Iljinskaja, *Byttneriophyllum* ex gr. *tiliaefolium* (A. Br.) Knobloch et Kvaček; преобладают *Metasequoia* Hu et W. C. Cheng, *Trochodendroides* Berry и *Dryophyllum* Debey ex Sap. (Красилов, 1973). Несколько южнее устья р. Каменная встречены *Dryophyllum curticellense*, *Platanus heeri* Lesq., *Ulmus* ex gr. *longifolia* Ung. и *Trochodendroides arctica* (Красилов, 1973). Среди растительных отпечатков из хвойных обнаружена только *Metasequoia*. Тафоценозы отражают плакорные группировки аналогичные современным лавровым лесам с *Castanopsis* (D. Don) Spach. (Красилов, 1973; Красилов, Кундышев, 1982). Флора предположительно переходного палеоцен-эоценового возраста (Красилов, 1973, 1989).

Образцы №№ 12/757-1, 12/757-2, 12/757-3, 12/757-5, 12/757-8, 12/757-12, 12/757-13, 12/757-14 и 12/757-15 собраны на побережье Татарского пролива в 400 м к северу от устья р. Августовка (Углегорский р-н) и происходят из среднезернистых песчаников (мощностью 6 м), залегающих в основании верхнедуйской свиты. В стратотипическом разрезе свиты в районе мыса Хойнджо (Александровский р-н) в темно-серых аргиллитах, залегающих в основании свиты, присутствуют обильные листовые остатки *Glyptostrobus* sp., *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Picea* cf. *ugoana* Huz., *Abies pterofirma* Tanai, *Pseudolarix* sp., *Tsuga aburaensis* Tanai, *Magnolia* sp., *Pterocarya asymmetrosa* Konno, *Platanus* sp., *Betula* cf. *shiragica* Huz., *B. palibinii* Akhmet., *Alnus miojaponica* Tanai, *Carpinus subcordata* Nath., *Fagus* cf. *antipovii* Heer, *Ulmus protojaponica* Tanai et Onoe, *Zelkova ungeri* Kov., *Sorbus lanceolata* Tanai et K. Suz., *Acer* sp. и др. (Красилов, Кундышев, 1982). Преобладают хвойные (*Picea* A. Dietr., *Abies* Mill., *Pseudolarix* Gord., *Tsuga* Carr.) и разнообразные виды сем. *Betulaceae* Gray при значительном участии *Fagus* cf. *antipovii*, *Ulmus protojaponica* и злаков (Красилов, 1989). Выделено 3 типа сообществ, произраставших вокруг озера: злаковники, ильмово-березовый и елово-пихтовый леса (Красилов, Кундышев, 1982). Возраст флоры — предположительно самый ранний миоцен (Красилов, Кундышев, 1982; Фотьянова, 1988; Красилов, 1989). Это первая циклотерма верхнедуйской свиты — слои с *Betula*, *Ulmus*, *Alnus* и злаками (Красилов, Кундышев, 1982).

Род **SEQUOIOXYLON** Torrey, 1923

Sequoioxylon sachalinicum Blokhina sp. nov.

(см. таблицу-вклейку, *1—14*)

Etymology. From the locality, Sakhalin island.

Diagnosis. Growth rings are distinct. Pits on the radial walls of tracheids are bordered, uni- and biseriate (predominate) opposite. Circular pits are (12)18—24 μm in diameter, elliptic pits — (18)21 × 24 μm in dimension. Crassular occur between the both uni- and biseriate pits. Pits on the tangential walls of tracheids are uniseriate, circular, 12 μm in diameter. Transverse walls of axial parenchyma cells are smooth. Rays are uniseriate, 1—5(10—15) cells high. Horizontal and tangential walls of ray cells as well as the interior walls of ray tracheids are smooth. Ray tracheids in a single short row occur along ray margins. There are taxodioid pits 1—6(8) per cross-field; 9—12 μm in diameter. Vertical resin canals are traumatic.

Holotype. Coll. 12, specimen N 12/757-15, petrified wood; Sakhalin, the Tatarskiy Strait Coast, 400 m norh the Augustovka River mouth, the base of Verkhneduiskian Suite, the Lowest Miocene. Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS).

Название вида. От названия о-ва Сахалин.

Диагноз. Годичные кольца отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид однорядная и двурядная (преобладают), супротивная; крассулы присутствуют как между двурядными, так и однорядными порами. Округлые поры (12)18—24 мкм, овальные — (18)21 × 24 мкм в диаметре. На тангентальных стенках трахеид однорядные округлые поры 12 мкм в диаметре. Поперечные стенки клеток тяжевой (осевой) паренхимы гладкие. Лучи однорядные, высотой 1—5(10—15) клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей гладкие. Лучевые трахеиды в виде коротких одиночных слоев по краям лучей, внутренние стенки их гладкие. На полях перекреста 1—6(8) таксодиоидных пор, 9—12 мкм в диаметре. Вертикальные смоляные ходы травматические.

Голотип. Колл. 12, обр. № 12/757-15, ископаемая древесина; Сахалин, побережье Татарского пролива в 400 м севернее устья р. Августовка; основание верхнедуйской свиты, низы нижнего миоцена. Биолого-почвенный институт (БПИ) ДВО РАН.

Описание. Годичные кольца выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и древесинной паренхимы.

Трахеиды ранней древесины крупные, тонкостенные, широкопросветные, прямоугольной, иногда многоугольной вытянутой радиально формы; радиальный диаметр трахеид 54—84(114) мкм, тангентальный — 42—60 мкм. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, одно- и двурядная (преобладает) супротивная (см. таблицу-вклейку, *2—6*). Поры окаймленные, округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно; располагаются поры вдоль трахеиды сомкнуто, соприкасаясь или свободно. Округлые поры 18—24 мкм, овальные — (18)21 × 24 мкм в диаметре. У древесины из палеоцен-эоцена (образцы №№ 12/755-5, 12/755-15 и 12/755-19) поры только округлые, 18—24 мкм в диаметре. Крассулы сопровождают как двурядные, так и однорядные поры (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *6*). Поры на радиальных стенках трахеид поздней древесины окаймленные, округлые, 12(18) мкм в диаметре, однорядные, располагаются вдоль трахеиды в основном сомкнуто. На тангентальных стенках трахеид поры однорядные, округлые, 12 мкм в диаметре, располагаются на значительном расстоянии друг от друга по длине трахеиды (см. таблицу-вклейку, *10*). Тяжевая паренхима обильная, клетки ее с гладкими поперечными стенками (см. таблицу-вклейку, *8*); длина клеток 150—192 мкм, ширина 42—50 мкм.

Годичные кольца отчетливые, 0.6—3.0 мм шир., состоят в основном из трахеид ранней древесины (см. таблицу-вклейку, *1*). Поздняя древесина образована 1—3 (изредка больше) слоями трахеид, которые по размерам значительно меньше трахеид ранней древесины. Поздние трахеиды квадратной или прямоугольной формы, у границы годичного кольца сильно уплощены радиально и имеют почти щелевидные полости. Радиальный диаметр трахеид 15—24 мкм, тангентальный — 45—48 мкм. Переход от ранней древесины к поздней от постепенного до достаточно резкого выражается в уменьшении размеров трахеид и уплощении трахеид в радиальном направлении, реже — в утолщении их оболочек. Вдоль границ годичных колец иногда встречаются травматические вертикальные смоляные ходы, особенно длинные цепочки их обнаружены у обр. № 12/755-15. У образцов №№ 12/757-11 и 12/757-18 имеются ложные годичные кольца.

Лучи многочисленные, однорядные и очень низкие (см. таблицу-вклейку, *10*, *11*), высотой до 5 (изредка 10) клеток (у обр. № 12/755-5 обнаружен 1 луч из 15 клеток); довольно обычны 1—2-слойные лучи. Лучевые клетки на тангентальном срезе крупные; срединные — округло-прямоугольные и овальные, вытянутые вдоль луча, 30—42 мкм дл. и 24—30 мкм шир., краевые — округло-треугольные и примерно равны срединным. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей на радиальном срезе гладкие. Лучевые трахеиды с гладкими внутренними стенками, располагаются короткими одиночными слоями по краям лучей, но их сохранность довольно плохая (см. таблицу-вклейку, *12*, *14*).

На полях перекреста по 1—6(8) таксодиоидных пор, 9—12 мкм в диаметре (см. таблицу-вклейку, *7*, *9*, *13*, *14*). В ранней древесине на полях перекреста располагается по 6—8 пор двумя горизонтальными рядами, диффузно — по 5—7 пор и в одном горизонтальном ряду — по 3—5 пор; при этом не только в краевых, но и в срединных клетках лучей в одном горизонтальном ряду встречается по 4—5 пор. Ближе к поздней древесине на полях перекреста располагается по 4—6 пор двумя горизонтальными рядами, диффузно — по 3—5 пор и в одном горизонтальном ряду — по 2—3 поры. В первых слоях поздней древесины на полях перекреста 4 поры располагаются двумя горизонтальными рядами, 3 поры — диффузно и 2 поры — в одном горизонтальном ряду или по диагонали; у границы годичного кольца на поле перекреста 1—2 поры в вертикальном ряду.

Обоснование определения. Наличие таксодиоидной поровости полей перекреста в сочетании с тяжевой паренхимой, гладкими горизонтальными и тангентальными стенками лучей и отсутствием нормальных смоляных ходов свидетельствует о принадлежности описанной ископаемой древесины представителям сем. *Taxodiaceae* Saporta.

Таксодиевые с трудом различаются по анатомическим признакам древесины. Тем не менее представители трибы *Sequoieae* Buchh. (роды *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* Buchh. и *Metasequoia*), отличаются от других *Taxodiaceae* наличием только гладких (или слабоузелковых, но никогда не зубчатых и не пористых, как у *Taxodium* Rich. и *Glyptostrobus* Endl. — триба *Taxodieae* Buchh.) поперечных стенок клеток тяжевой паренхимы, а также присутствием лучевых трахеид и травматических смоляных ходов или цист (Basinger, 1981; Блохина, 1999; Blokhina, 2002). Однако у представителей трибы *Cunninghamieae* Buchh. (роды *Cryptomeria* D. Don, *Cunninghamia* R. Br., *Taiwania* Hayata и *Athrotaxis* D. Don) поперечные стенки клеток тяжевой паренхимы тоже гладкие, а у *Athrotaxis* и *Cryptomeria* могут встречаться схизогенные полости, что иногда затрудняет диагностику древесины. Тем не менее с учетом дополнительных признаков (характера поровости радиальных стенок трахеид и полей перекреста, размеров пор) можно отличить зрелую древесину *Sequoieae* от зрелой древесины других таксодиевых (Блохина, 1999; Blokhina, 2002).

Наличие у исследованной ископаемой древесины только гладких поперечных стенок клеток тяжевой паренхимы, присутствие лучевых трахеид и травматических смоляных ходов наряду с очень крупными порами радиальных стенок трахеид (до 24 мкм в диаметре), большим количеством только таксодиоидных пор на полях перекреста (до 8 пор) и встречаемостью на полях перекреста 5 пор, расположенных в одном горизонтальном ряду, свидетельствует о ее принадлежности к представителям трибы *Sequoieae*.

Разграничение по ксилотомическим признакам современных *Sequoia*, *Sequoiadendron* и *Metasequoia* почти невозможно. Тем не менее зрелую древесину *Sequoia* можно отличить от древесины других *Sequoieae*, если диагностические признаки в исследуемом образце имеют максимальные значения. Иногда можно отличить зрелую древесину *Metasequoia*. Однако определить *Sequoiadendron* по ксилотомическим признакам практически невозможно, поскольку диагноз этого рода полностью попадает в объем рода *Sequoia*. Сложность диагностики ископаемых древесин *Sequoieae* усугубляется неполной сохранностью анатомических признаков в ископаемом состоянии. Кроме того, часто наблюдается сочетание признаков, не характерное для современных представителей, что вызвано как таксономическими, возрастными или эволюционными различиями, так и специфическими условиями произрастания, отличными от современных. Большую помощь при определении ископаемых древесин и интерпретации палеоксилотомических данных могли бы оказать сведения по изменчивости структурных признаков древесины современных видов в зависимости от возраста и условий произрастания дерева.

Исследованная ископаемая древесина размерами пор радиальных стенок трахеид (до 24 мкм в диаметре) напоминает древесину современной *Metasequoia*, у которой поры достигают 18—22 мкм в диаметре. К тому же у *Metasequoia* рядность пор не превышает 2(3) рядов и у нее самые низкие среди *Sequoieae* лучи (до 30 клеток в высоту) с наименьшей протяженностью в них двурядных участков. Кроме того, в лучах нет трех- и четырехрядных участков, полностью отсутствуют многорядные лучи, а травматические смоляные ходы только вертикальные (табл. 1). Однако у исследованной древесины на полях перекреста до 8 пор (у *Metasequoia* — только 4),

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Sequoioxylon sachalinicum* и древесины современных представителей трибы *Sequoieae* Buchh.

Анатомические признаки	Название таксона			
	Sequoioxylon sachalinicum	*Sequoia* Endl. (Bailey, Faull, 1934; Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Вихров, 1959; Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1979; Атлас..., 1992)	*Sequoiadendron* Buchh. (Яценко-Хмелевский,1954; Greguss, 1955; Грегуш, 1963)	*Metasequoia* Hu ex W. C. Cheng (Greguss, 1955; Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1979)
Поровость радиальных стенок трахеид:				
однорядная	+	+	++	+
двурядная	++	++	—	++
трехрядная	—	++	—	+—
четырехрядная	—	+—	—	—
пятирядная	—	+——	—	—
диаметр пор, мкм	(12)18—24	15—17(14—16)	14—17	18—20(20—22)
Диаметр пор тангентальных стенок трахеид, мкм	12	12—14(16)	11—13	9—11(13)
Однорядные лучи:				
высота (в клетках)	1—5(10—15)	1—30(75)	1—20(30—50)	1—23(30)
протяженность двурядных участков (в клетках)	—	1—15(20—30)	1—6(7)	1—3(8)
трехрядные участки	—	+	+	—
четырехрядные участки	—	+—	+——	—
лучевые клетки				
высота, мкм	30—42	13—30(70)	?	15—20(25)
ширина, мкм	24—30	9—25(40)	?	8—16(18)
Полностью двурядные лучи	—	+	+	—
Полностью трехрядные лучи	—	+	+	—
Поровость полей перекреста:				
количество пор	1—6(8)	1—6(8—10)	1—6	1—4
диаметр пор, мкм	9—12	5—6(12)	4.5—8	10—13
количество пор в одном горизонтальном ряду	2—5	2—5	2—3	2—4
Травматические смоляные ходы:				
вертикальные	+—	+	+	+
горизонтальные	—	+	+	—

Примечание. Здесь и в табл. 2: + — признак присутствует, — — отсутствует, ++ — преобладает, +— — встречается редко, +—— — крайне редко, ? — нет данных.

причем в одном горизонтальном ряду располагается до 5 пор (у *Metasequoia* — не более 4).

По характеру поровости полей перекреста изученная древесина близка древесине современной *Sequoia*, но отличается от нее прежде всего необычайно низкими лучами и очень крупными порами радиальных стенок трахеид (табл. 1).

Все древесины меловых и третичных таксодиевых отнесены к формальному роду *Taxodioxylon* Hartig emend. Gothan (Kräusel, 1949; Schönfeld, 1955; Süss, Velitzelos, 1997). Тем не менее R. Kräusel (1949) рекомендовал для несомненных ископаемых древесин *Sequoieae* использовать формальный род *Sequoioxylon* Torrey, предложенный R. E. Torrey (1923) для ископаемых древесин таксодиевых с травматическими смоляными ходами.

Крупными порами радиальных стенок трахеид исследованная древесина напоминает древесину *Sequoioxylon canadense* Blokh. из палеоцен-эоцена северной Канады (Blokhina, Nassichuk, 2000) и *Metasequoia milleri* Rothwell et Basinger из среднего эоцена штата Британская Колумбия, Канада (Basinger, 1981), у которых поры до 24 и 23 мкм в диаметре соответственно (табл. 2). Однако канадские древесины отличаются очень высокими лучами (до 90 и 80 клеток соответственно), присутствием трех- и четырехрядной поровости и меньшим количеством пор на полях перекреста (до 5—6 пор, причем в одном горизонтальном ряду располагается не более 4 пор).

Наличие на полях перекреста 8 пор сближает изученную древесину с древесиной *Taxodioxylon gypsaceum* (Goeppert) Kräusel из верхнего мела Канады (Ramanujam, Stewart, 1969) и *T. sequoianum* (Merckl.) Schmalh. emend. Gothan из третичных отложений Сендай, Япония (Takamatsu, 1929) (табл. 2). В настоящее время *T. sequoianum* рассматривается как синоним *T. gypsaceum*. Очень краткое анатомическое описание древесины, приведенное M. Takamatsu (1929), не позволяет провести детальное сравнение с древесиной из Сахалина. Однако японская древесина отличается более высокими лучами (до 42 клеток) и присутствием трех- и четырехрядной поровости. У древесины из верхнего мела Канады также выше лучи (до 35 клеток), имеется трехрядная поровость и на полях перекреста в одном горизонтальном ряду располагается не более 4 пор.

Очень низкие лучи (до 13 клеток высотой) отмечены у древесины *Taxodioxylon ishikuraense* Takamatsu из третичных отложений Японии (табл. 2), которую Takamatsu (1929) сопоставляет с древесиной современного рода *Sequoiadendron*. Однако весьма краткое анатомическое описание, приведенное Takamatsu, не позволяет провести детальное сравнение с сахалинской древесиной. Тем не менее у *Taxodioxylon ishikuraense* на полях перекреста не более 5 пор.

Специфическая особенность описанной ископаемой древесины — очень низкие лучи. Однако размер пор радиальных стенок трахеид и характер поровости полей перекреста свидетельствуют о том, что низкие лучи — это признак зрелой древесины. Лучевые трахеиды у исследованной древесины в виде коротких одиночных слоев по краям лучей. Как показал анализ собственных и литературных данных, у возможных ископаемых представителей трибы *Sequoieae* лучевые трахеиды в виде одиночных слоев впервые появляются в палеоцен-эоцене (Blokhina, 2002). Они обнаружены также в древесине *Sequoioxylon canadense* из Канады (Blokhina, Nassichuk, 2000) и *S. chemrylicum* Blokh. из Камчатки (Блохина, 1997; Blokhina, 1997). У меловых *Sequoieae* лучевые трахеиды либо полностью отсутствовали, либо, возможно, были еще в виде отдельных краевых клеток и не сохранились в ископаемом состоянии. Не отмечены лучевые трахеиды и у *Metasequoia milleri* из среднего эоцена Канады (Basinger, 1981). Вполне вероятно, что в прошлом представите-

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Sequoioxylon sachalinicum* и древесины близких ископаемых видов таксодиевых

Анатомические признаки	Название вида					
	Sequoioxylon sachalinicum	*Taxodioxylon gypsaceum* (Goeppert) Kräusel (Ramanujam, Stewart, 1969)	*Sequoioxylon canadense* Blokh. (Blokhina, Nassichuk, 2000)	*Metasequoia milleri* Rothwell et Basinger (Basinger, 1981)	*Taxodioxylon sequoianum* (Merckl.) Schmalh. emend. Gothan (Takamatsu, 1929)	*Taxodioxylon ishikuraense* (Takamatsu, 1929)
Поровость радиальных стенок трахеид:						
однорядная	+	+	+	+	+	+
двурядная	++	++	++	+	+	+
трехрядная	—	+	+—	+	+—	—
четырехрядная	—	—	+——	+	+—	—
диаметр пор, мкм	(12)18—24	(8—12)16—21	(12)15—18(24)	17—23	?	?
Диаметр пор тангентальных стенок трахеид, мкм	12	?	(6)7.5—9(12)	15—20	?	?
Однорядные лучи:						
высота (в клетках)	1—10(15)	1—20(35)	1—35(60—90)	1—35(80)	1—20(42)	1—13
протяженность двурядных участков (в клетках)	—	+	1—2(4)	1	?	—
трехрядные участки	—	—	—	—	?	—
лучевые клетки						
высота, мкм	30—42	30	18—21(30)	16—19	?	?
ширина, мкм	24—30	20	12—18	13—16	?	?
Лучевые трахеиды	+	—	+	—	?	?
Поровость полей перекреста:						
количество пор	1—6(8)	1—8	1—4(6)	1—5	1—6(8)	1—4(5)
диаметр пор, мкм	9—12	8—12	(5)7.5—9(12)	9—14	?	?
количество пор в одном горизонтальном ряду	2—5	2—4	2—4	2—4	?	?
Вертикальные травматические смоляные ходы	+—	—	+	+	+	—

ли *Sequoieae* могли произрастать в значительно более низких и влажных местах по сравнению с современными аналогами и поэтому не нуждались в дополнительном водоснабжении и структурах их обеспечивающих. Это предположение подтверждается присутствием иногда обильных листовых остатков *Sequoieae* вместе с остатками *Taxodium* и *Glyptostrobus*. Не исключено также, что *Metasequoia* могла в прошлом образовывать растительное сообщество *Metasequoia—Glyptostrobus*, близкое по условиям произрастания сообществу *Taxodium—Glyptostrobus*. Однако в начале палеогена *Sequoieae* стали распространяться вверх по горным склонам, что и вызвало необходимость в дополнительном водообеспечении.

Поскольку изученная древесина не имеет полного сходства с древесиной какого-либо современного или ископаемого представителя трибы *Sequoieae*, она описана здесь в качестве нового ископаемого вида *Sequoioxylon sachalinicum*, который характеризуется сочетанием ксилотомических признаков современных *Sequoieae* и прежде всего *Metasequoia* и *Sequoia*.

Материал. Колл. 12, образцы №№ 12/755-5, 12/755-15, 12/755-19, 12/757-1, 12/757-2, 12/757-3, 12/757-5, 12/757-8, 12/757-12, 12/757-13, 12/757-14, 12/757-15 (голотип); всего 12 образцов.

Местонахождение. Западный Сахалин; побережье Татарского пролива в 500 м севернее устья р. Агнево, каменская свита, верхний палеоцен / нижний эоцен; побережье Татарского пролива в 400 м к северу от устья р. Августовка, основание верхнедуйской свиты, низы нижнего миоцена.

Благодарности

Автор выражает благодарность К. П. Новиковой (БПИ ДВО РАН) за фотопечать.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48095).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас древесины и волокон для бумаги. М., 1992. 329 с.

Блохина Н. И. Ископаемая древесина *Sequoioxylon chemrylicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) из палеогена бухты Чемурнаут (Камчатка) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 113—117.

Блохина Н. И. Проблемы систематики ископаемых растений группы редвуд по признакам анатомического строения древесины // Матер. X Московского совещ. по филогении растений. М., 1999. С. 31—33.

Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины. М., 1959. 132 с.

Грегуш П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М., 1963. 184 с.

Красилов В. А. Новые данные по флоре и фитостратиграфии верхнего мела Сахалина // Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973. С. 52—77.

Красилов В. А. Кайнозой Дальнего Востока: геодинамическая схема, опорные разрезы, флорогенез // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток, 1989. С. 23—33.

Красилов В. А., Кундышев А. С. Смена флор в опорном кайнозойском разрезе западного Сахалина и корреляция континентального миоцена // Тихоокеанская геология. 1982. № 4. С. 90—95.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена (на примере Сахалина и Камчатки). М., 1988. 190 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 231).

Чавчавадзе Е. С. Древесина сосновых. Л., 1979. 101 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. Ереван, 1954. Т. 1. 674 с.

Bailey I. W, Faull A. F. The cambium and its derivative tissues. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods // J. Arnold Arb. 1934. Vol. 15. P. 233—254.

Basinger J. F. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of southern British Columbia // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 12. P. 2379—2410.

Blokhina N. I. Fossil wood of *Sequoioxylon chemrylicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) from the Paleogene of Chemurnaut Bay, Kamchatka // Paleontol. J. 1997. Vol. 31. N 2. P. 235—238.

Blokhina N. I. On some aspects of systematics, evolution and phylogeny of the redwood plants by wood anatomy // Abstr. 6th European Paleobot.-Palynol. Conf. Athens (Greece). 2002. P. 59—60.

Blokhina N. I., Nassichuk W. W. Lower Tertiary wood of *Sequoioxylon canadense* sp. nov. (*Taxodiaceae*) from a kimberlite pipe (Northern Canada) // Bot. J. 2000. Vol. 85. N 4. P. 122—132.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 S.

Kräusel R. Die fossilen Koniferen-Hölzer // Palaeontographica. 1949. Bd 89. Abt. B. Lf. 4—6. S. 83—203.

Ramanujam C. G. R, Stewart W. N. Fossil woods of *Taxodiaceae* from the Edmonton Formation (Upper Cretaceous) of Alberta // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. N 1. P. 115—124.

Schönfeld E. Metasequoia in der Westdeutschen Braunköhle // Senck. Leth. 1955. Bd 36. N 5/6. S. 389—399.

Süss H, Velitzelos E. Fossile Hölzer der Familie *Taxodiaceae* aus tertiären Schichten des versteinerten Waldes von Lesbos, Griechenland // Feddes Repert. 1997. Vol. 108. N 1—2. S. 1—30.

Takamatsu M. Fossile Koniferenhölzer aus Sendai-Tertiär. I // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Ser. 4. Biol. 1929. Vol. 4. N 3. P. 533—542.

Torrey R. E. The comparative anatomy and phylogeny of the *Coniferales*. Pt 3. Mesozoic and Tertiary coniferous woods // Mem. Boston Soc. Natur. Hist. 1923. Vol. 6. P. 39—106.

SUMMARY

A new species *Sequoioxylon sachalinicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) was identified by wood anatomy from the Tertiary deposits of West Sakhalin. The fossil woods were found on the Tatar Strait coast 500 m north of the Agnevo River mouth in the Paleocene / Eocene Kamenskian Suite as well as 400 m north of the Augustovka River mouth in the Lowest Miocene part of Verkhneduiskian Suite. The description of *Sequoioxylon sachalinicum* wood anatomy is given. The new species is characterized by a mixing of wood anatomy characters of the living *Metasequoia* Hu ex W. C. Cheng, and *Sequoia* Endl. (the tribe *Sequoieae* Buchh.), however differs from both of them in having extremely low rays.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(470.57)

© С. Е. Журавлева,[1] Г. П. Урбанавичюс[2]

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ ЮЖНОГО УРАЛА

S. E. ZHURAVLEVA, G. P. URBANAVICHUS. ADDITION TO THE LICHEN FLORA OF THE SOUTHERN URAL MOUNTAINS

[1] Институт биологии Уфимского научного центра РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
E-mail: svezhu@anrb.ru
[2] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
E-mail: urban@aprec.ru
Поступила 16.10.2003

Приводятся сведения о 19 новых видах лишайников для Южного Урала (Республика Башкортостан), из которых 5 видов указываются впервые для Урала. Дается краткая характеристика местообитаний видов, отмечаются особенности распространения.

Ключевые слова: лишайники, Южный Урал, Республика Башкортостан.

Начало изучения лишайников на территории Южного Урала в пределах Республики Башкортостан связано с работами П. С. Палласа (Pallas, 1773). Ю. К. Шелль (1883) приводит 94 вида лишайников для Уфимской губернии. Работы П. Г. Горчаковского, Е. А. Селивановой-Городковой, А. Н. Окснера, К. А. Рябковой, М. Г. Нифонтовой, Н. С. Байтеряковой (Журавлева, 2002) и в особенности публикации И. Н. Михайловой и К. Шейдеггера (2001), Я. Херманссона и соавт. (1998) расширили сведения о лихенофлоре Башкортостана. Однако изученность ее остается недостаточной.

Географические особенности расположения Республики Башкортостан и разнообразие растительности определяют видовое богатство лишайников этой территории. Республика Башкортостан (РБ) расположена между 52—56° с. ш. и 53—60° в. д., ее протяженность с севера на юг 550 км, с запада на восток 450 км. Территория республики занимает площадь 143 тыс. км^2 и подразделяется на 54 административных района. По геологическому строению, рельефу и климатическим особенностям в республике выделяют 3 района: Предуралье, Южный (горный) Урал и Зауралье. Согласно природно-сельскохозяйственному районированию Башкирии, к Предуралью относятся зоны северной лесостепи, северо-восточной лесостепи, южной лесостепи, предуральской степи; к Южному Уралу — горно-лесная зона; и к Зауралью относится зауральская степь. Республика расположена на стыке степной и лесостепной зон, и поэтому на равнинах выражена зональность — степная, лесостепная и лесная. Широтная зональность растительности усложнена явлениями вертикальной поясности, вызванными наличием системы Уральских гор. Положение республики на стыке Европы и Азии объединило на ограниченной территории европейские типы растительных сообществ, такие как липово-дубовые леса с напочвенным покровом из неморальных видов и сибирские варианты растительности, подобные лиственничным лесам с разнотравьем.

Нами выявлено 19 новых видов лишайников для Республики Башкортостан, из них 5 видов — новые для Урала. Приводится перечень видов с указанием местообитаний, географических координат, дат сборов и коллекторов. Названия таксонов даны в соответствии со сводкой R. Santesson (1993). Образцы указанных видов хранятся в гербарии Института биологии Уральского научного центра (УНЦ) РАН (UFA), дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Значком * отмечены виды, новые для Южного Урала, ** — новые для Урала.

***Bacidia igniarii* (Nyl.) Oxner — Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк, 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе ольхи. 14 VI 2001, С. Журавлева.

***B. rubella* (Hoffm.) A. Massal. — Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк, 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе ольхи, 14 VI 2001, С. Журавлева; Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 9 VI 2001, она же.

**Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. — Хайбуллинский р-н, Таштугаевские горы, правобережье р. Таналык, 52°07′ с. ш., 58°21′ в. д.; на почве, 22 VII 1996, А. Мулдашев. Кургарчинский р-н, природный парк «Мурадымовское ущелье», 52°32′ с. ш., 56°57′ в. д., на почве, 21 VI 1998, он же.

**Collema nigrescens* (Huds.) DC. — Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк, 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе ольхи, 14 VI 2001, С. Журавлева.

**Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. — Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк, 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на отмирающих мхах и лишайниках в основаниях стволов липы, клена, 14 VI 2001, С. Журавлева.

**Flavopunctelia soredica* (Nyl.) Hale — Мелеузовский р-н, долина р. Белая, 52°57′ с. ш., 56°44′ в. д.; осыпь на северном крутом склоне, на стволах березы, 19 VIII 1999, С. Журавлева.

**Heterogermia speciosa* (Wulfen) Trevis. — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 09 VI 2001, С. Журавлева; Караидельский р-н, левый берег Павловского водохранилища. 55°41′ с. ш., 56°50′ в. д.; сосняк, 18 VIII 2001, С. Мартьянова.

**Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körb. — Ишимбайский р-н, 3 км юго-западнее хутора Фарейкин, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 13 VI 2001, О. Жигунов; Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 9 VI 2001, С. Журавлева.

**Lecanora intumescens* (Rebent.) Rabenh. — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, 53°04′ с. ш., 57°01′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, О. Жигунов.

**Loxospora elatina* (Ach.) A. Massal. — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 09 VI 2001, С. Журавлева.

**Ochrolechia pallescens* (L.) A. Massal. — Ишимбайский р-н, верховья р. Урюк. 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°44′ в. д.; широколиственный лес, на стволе липы, 18 VI 2001, С. Журавлева; Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 09 VI 2001, она же.

***Neofuscelia ryssolea* (Ach.) Essl. — Хайбуллинский р-н, 6 км на юго-восток от с. Гаделево, 52°11′ с. ш., 58°31′ в. д.; на почве в каменистых степях, 22 VI 1996, А. Мулдашев.

***Phaeophyscia endophoenicea* (Harm.) Moberg — Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк. 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе ольхи, 14 VI 2001, С. Журавлева.

***P. hirsuta* (Mereschk.) Essl. — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 9 VI 2001, С. Журавлева; Ишимбайский р-н, хутор Фарейкин, правобережье р. Урюк, 600 м над ур. м., 53°21′ с. ш., 56°46′ в. д.; широколиственный лес, на стволе ольхи, 14 VI 2001, она же.

**Physcia adscendens* (Fr.) Oliv. — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 9 VI 2001, С. Журавлева; Белорецкий р-н, Южно-Уральский заповедник, хр. Машак, западный макросклон горы Ягодная, 900 м над ур. м., 54°25′ с. ш., 58°18′ в. д.; ельник, на стволе рябины, 6 VII 1988, она же.

**Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, заповедник Шульган-Таш, 53°03′ с. ш., 57°02′ в. д.; сосняк, 01 VII 2002, В. Мартыненко.

**P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg — Бурзянский р-н, заповедник Шульган-Таш, склон к ручью Улу-Кушъелга, 53°22′ с. ш., 56°45′ в. д.; широколиственный лес, на стволе клена, 9 VI 2001, С. Журавлева.

**Solorina saccata* (L.) Ach. — Бурзянский р-н, левый берег р. Куккараук. Каменистая осыпь. 52°55′ с. ш., 56°53′ в. д.; на мелкоземе, на известняках, 15 VIII 1999, А. Соломещ.

**Vulpicida juniperinus* (L.) J.-E. Mattson et M. J. Lai — Белорецкий р-н, Южно-Уральский заповедник, хр. Машак, западный макросклон горы Ягодная, 900 м над ур. м., 54°25′ с. ш., 58°18′ в. д.; на стволах и ветвях можжевельника, 09 VII 1997, С. Журавлева.

Лишайники *Bacidia rubella*, *Collema nigrescens*, *Heterogermia spesiosa*, *Loxospora elatina*, *Ochrolechia pallescens*, *Phaeophyscia endophoenicea*, *P. hirsuta*, *Physcia adscendens*, *Physconia enteroxantha*, *P. perisidiosa* связаны с эпифитными сообществами, в которых с большим постоянством встречается *Lobaria pulmonaria*.

Благодарности

Выражаем глубокую благодарность сотрудникам Лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Ин-та биологии УНЦ РАН за помощь в сборе полевых материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Журавлева С. Е. Лишайники / Красная книга Республики Башкортостан. Уфа, 2002. С. 68—81.

Михайлова И. Н., Шейдеггер К. Дополнения к лихенофлоре Урала // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 34. С. 166—167.

Шелль Ю. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний (споровые растения) // Тр. об-ва естествоисп. при Имп. Казан. ун-те. 1883. Т. 12. Вып. 1. С. 1—56.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

Pallas P. S. Reise dürch verschidenne Provinzen des Russischen Reich. St. Petersburg, 1773.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The information about 19 species of lichens new to the Southern Ural Mountains (Republic Bashkortostan) is resulted. The five species *Bacidia igniarii*, *B. rubella*, *Neofuscelia ryssolea*, *Phaeophyscia endophoenicea*, *P. hirsuta* — are new to Ural Mountains.

УДК 581.527.7(470.3)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© А. А. Артамонов

НОВЫЕ ЭРГАЗИОФИГОФИТЫ ВО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ РОССИИ

A. A. ARTAMONOV. NEW ERGASIOFIGOPHYTES IN THE FLORA OF THE MIDDLE RUSSIA

Всероссийский научно-исследовательский и проектно-технологический институт рапса
398037 Липецк, Боевой проезд, 26

Поступила 19.05.2003

Приведены сведения о 15 адвентивных растениях (эргазиофигофитах), из которых 4 вида являются новыми для Средней России, а для 11 видов указаны новые местонахождения.

Ключевые слова: адвентивные растения (эргазиофигофиты), местонахождения, Белгородская, Воронежская, Липецкая и Тульская области.

Эргазиофигофиты (беглецы из культуры) — одна из групп адвентивных растений (Соколова, Вьюкова, 1985). Во флоре Средней России отмечено 107 дичающих видов (Маевский, 1964; Определитель..., 1995). Этот список требует дополнений. В настоящей работе сообщаются данные о дичании 15 видов растений, относящихся к семействам *Rosaceae* (9 видов), *Elaeagnaceae* (2 вида), *Asteraceae* (1 вид), *Caprifoliaceae* (1 вид), *Fabaceae* (1 вид) и *Polygonaceae* (1 вид). Их распространение связано с деятельностью человека — растения отмечаются в местах массового отдыха, по обочинам дорог, на мусорных свалках (*Armeniaca vulgaris*, *Cerasus tomentosa*, *Prunus divaricata*, *Phalacroloma annuum*, *Reynoutria japonica*). Расселению *Amelanchier canadensis*, *A. ovalis*, *Crataegus sanguinea*, *C. submollis*, *Cotoneaster lucidus*, *Elaeagnus angustifolia*, *Hippophaë rhamnoides*, *Rosa rugosa*, *Symphoricarpos al-*

bus способствуют птицы. *Robinia pseudoacacia* (автохор) «убегает» из лесополос и заселяет неудобные и бедные почвы (глинистые, меловые, песчаные).

Цитируемые ниже гербарные сборы переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Липецкий государственный педагогический университет (ЛГПУ). В статье имеются ссылки на гербарии Воронежского университета (VOR) и заповедника «Галичья Гора» (VU). В тексте использованы следующие сокращения: БО — Белгородская обл., ВО — Воронежская обл., ЛО — Липецкая обл., ТО — Тульская обл. При сборах, сделанных автором статьи, фамилия коллектора не указывается.

Amelanchier canadensis (L.) Medik. ТО, Ефремовский р-н, южн. окр. с. Алексеевка, березняки по склонам и отвершкам лога Тормыш, часто, 18 VIII 2002 (LE). Ранее отмечался в Тульской обл. близ г. Алексина (Пояркова, 1964). Этот вид «наступает» на степные участки в Воронежской обл. (Тунякина, 1992). Фиксировался в естественных растительных сообществах в районе Липецкого тракторного завода (Лоскутова, 1996).

A. ovalis Medik. Г. Липецк, район силикатного завода, сосновый лес, 1 VIII 2002, редко (LE). А. И. Пояркова (1964 : 105) отметила без указания находок, что вид «иногда дичает». Приводился для Липецкой обл. (Вьюкова, 1987; 1991). Но во «Флоре Липецкой области» (1996) *A. ovalis* не указан.

Armeniaca vulgaris Lam. ВО, Рамонский р-н, 1 км на запад от с. Сенное, склон грейдера, единственная находка, растение 2 м выс., 8 VII 2001 (LE); г. Липецк: район дворца спорта «Юбилейный», облесенная пойма р. Воронеж (*Salix fragilis* L., *Acer negundo* L.), на освещенном месте, единственная находка, растение 7 м выс., 7 VII 2002 (ЛГПУ); там же, район силикатного завода, сосновый лес, редко, отдельные экземпляры высотой до 7 м, 7 VII 2002 (LE). Р. Воронеж и водные «рукава» («озера») около силикатного завода — место массового отдыха жителей г. Липецка. Отмечался на ж.-д. насыпях в Воронежской обл. (Стародубцева, 1999), дичает и в Волгоградской обл. (Матвеев, 2001).

Cerasus tomentosa (Thunb.) Wall. Г. Липецк, район силикатного завода, сосновый лес, редко, высота кустов до 1 м, 1 VIII 2002 (LE). Как «беглец из культуры» указывался для Воронежской (Григорьевская, 1998), Волгоградской (Матвеев, 2001), Саратовской и Пензенской областей (Березуцкий и др., 2002).

Cotoneaster lucidus Schlecht. Г. Липецк, район силикатного завода, сосновый лес, часто, 7 VII 2002 (LE). Во «Флоре Липецкой области» (1996) указан только как культурное растение. Как «беглец из культуры» для территории Средней России приводится впервые.

Crataegus submollis Sarg. БО, Старооскольский р-н, окр. с. Долгая Поляна, дубовый лес, обочина дороги, единственная находка, растение 1.6 м выс., 9 VI 2002 (LE); ЛО: Лебедянский р-н: ю.-з. окр. с. Бибиково, правобережный склон долины р. Красивая Меча, смешанный лес (*Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill. и др.), по верхней опушке, довольно часто (41 неплодоносящий куст высотой до 1.6 м), 15 VI 2001 (ЛГПУ); 2 км на запад от с. Бибиково, правобережный склон долины р. Красивая Меча, по днищу лесостепной лощины в сообществе с *Malus sylvestris* Mill. и *Pyrus communis* L., 2 плодоносящих куста, растение 2.5 м выс., 15 VI 2001 (LE); г. Липецк, район спортивного дворца «Юбилейный», пойма р. Воронеж, зарастающая лесом (*Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth, *Salix fragilis* L. и др.), единственная находка, растение 1.5 м выс, 7 VII 2002 (LE); Липецкий р-н, между железнодорожной станцией Чириково и с. Варваро-Борки, одиночный куст около придорожной лесополосы (*Populus nigra* L.), растение 3 м выс., 29 IX 2002 (LE). По пробным (пакетным) сборам А. Ю. Клокова (2001 г.) выявлены еще два местонахождения *C. submollis* в естественной обстановке Липецкой обл.: окр. д. Танеевка Елецкого р-на и окр. д. Красотыновка Долгоруковского р-на. *C. submollis* довольно широко распространен в культуре с 1830 г. (Полетико, 1954). Для флоры Центрального Черноземья в качестве культивируемых растений приводились *C. coccinea* L. (Голицын, 1932; Машкин, 1952; Камышев, 1978) и *C. submollis* (Машкин, 1971). Судя по гербарным образцам (VOR), за *C. coccinea* принимался *C. submollis*. В коллекции Лесостепной опытно-селекционной станции (Липецкая обл.) *C. submollis* появился в 1926 г. (Каталог..., 1990). С. И. Машкин (1952) отмечает, что в 1927 г. «C. coccinea» был использован в лесных полосах Каменной степи (Воронежская обл.). В настоящее время степные участки Каменной степи при абсолютно заповедном режиме использования зарастают древесно-кустарниковыми видами, в том числе и «боярышником пунцовым» (Тунякина, 1992 : 48). Новый эргазиофигофит для Средней России.

Crataegus sanguinea Pall. Г. Липецк, район тракторного завода, сосновый лес, редко, растение 2 м выс., плодоносит, 4 VI 2001 (ЛГПУ); Лебедянский р-н, ю.-з. окр. с. Бибиково, правобережный луговой склон долины р. Красивая Меча, редко, растение 1.1 м выс., 15 VI 2001 (ЛГПУ); там же, правобережный склон долины р. Красивая Меча, нижняя опушка смешанного леса (*Salix fragilis* L., *Betula pendula* Roth., *Aser platanoides* L. и др.), растение 3.3 м выс., плодоносит, редко, 17 VIII 2002 (LE); ТО, Ефремовский р-н, ю.-в. окр. с. Хомяково, лог Чепише, левобережный луговой склон, единственная находка, растение 2.25 м выс., плодоносит, 16 VI 2001 (LE). Для Тульской обл. вне культуры указывается впервые. Для Воронежской и Липецкой областей *C. sanguinea* в качестве эргазиофигофита приводился ранее (Артамонов, 2001). Как дикорастущий вид во флоре Липецкой обл. указывал С. И. Машкин (1971): «Добринский р-н, близ железнодорожной станции Хворостянка, в опушке осинового куста, Горелов, Яковлев, 1933 [место хранения гербарного материала не сообщается]». 26 VII 2002 нам удалось осмотреть 10 осиновых кустов между железнодорожной ст. Хворостянка и д. Ольшанка. *C. sanguinea* мы не обнаружили. В одном из осиновых кустов мы нашли *C. monogyna* Jacq., а в Ольшанском лесу — *C. ambigua* C. A. Mey. ex A. Beck.

Elaeagnus angustifolia L. БО, Старооскольский р-н, с.-в. окр. д. Прокудино Долгополянского сельсовета, правобережный склон лога, на глинистом субстрате, изредка, высота деревьев до 6 м, 8 VI 2002 (LE). Как «беглец из культуры» приводится во «Флоре Липецкой области» (1996).

Hippophaë rhamnoides L. Г. Липецк, район завода «Свободный Сокол», пойма р. Матыра, урочище Митрохин угол, около песчаного холмика, единственная находка, растение 2.5 м выс., дает корневые отпрыски, 24 V 2001 (LE). Впервые отмечается для Средней России.

Prunus divaricata Ledeb. ВО, Рамонский р-н, 2 км на запад от с. Сенное, склон грейдера, редко (отмечено 3 одиночных куста), растение 1.5 м выс., 8 VII 2001 (LE);

ЛО: Хлевенский р-н, ю.-в. окр. с. Конь-Колодезь, квартал 28 смешанного леса (*Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L.), на опушке, единственная находка, растение 2.5 м выс., 8 VII 2001 (LE); г. Липецк: район тракторного завода, сосновый лес, редко, 28 IX 2000 (LE); район спортивного дворца «Юбилейный», пойма р. Воронеж, зарастающая лесом (*Populus alba* L., *Salix fragilis* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Acer negundo* L.), редко, растения 1.2—3 м выс., 7 VII 2002 (ЛГПУ); район силикатного завода, сосновый лес около «силикатных озер», довольно часто, растение 1.7 м выс., 7 VII 2002 (LE). Ранее отмечался на железнодорожных насыпях в Липецкой обл. (Голицын, 1961) и в Воронежской обл. (Стародубцева, 1999).

Reynoutria japonica Houtt. (*Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc.). БО, Старооскольский р-н, сев. окр. д. Окольное Долгополянского сельсовета, слабо замусоренное верховье лога Большая Лужина, правобережный склон западной экспозиции, заросли (35 × 15 м), растение 2 м выс., 9 VI 2002 (LE). В Липецкой обл. отмечены случаи дичания близкого вида *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai (Вьюкова, 1983), но, на наш взгляд, эти образцы (VU) соответствуют *R. japonica* (листья гладкие, с усеченным основанием и заострением на вершине). Для Московской и Ивановской областей приводится *R.* × *bohemica* Chrtek et Chrtková (*R. japonica* × *R. sachalinensis*), который в естественной обстановке встречается чаще родительских видов (Майоров, 2002).

Robinia pseudoacacia L. БО, Старооскольский р-н, с.-в. окр. д. Прокудино Долгополянского сельсовета, левобережный склон лога, на глинистом и меловом субстрате, 8 VI 2002 (LE). «Убегает» из приовражной лесополосы. Авторы «Флоры Липецкой области» (1996) также указывают на дичание вида. Как «беглец» из посадок отмечен в Воронежском заповеднике (Стародубцева, 1999). Натурализовался в Волгоградской обл. (Матвеев, 2001).

Rosa rugosa Thunb. Г. Липецк, район Манежа, правый берег р. Воронеж, верхняя часть насыпи (известняковый щебень, земля) около искусственного порога, под пологом ивы ломкой, 2 куста, 25 V, 10 VIII 1989 (СФ N 1141 VU), 12 VI 1990 (ОФ N 32804 VU); Задонский р-н, 4 км на северо-запад от д. Галичья Гора, на краю придорожной лесополосы, одиночный куст, растение 0.8 м, выс., 28 VII 1997 (LE). Во «Флоре Липецкой области» (1996) конкретные местонахождения этого беглеца из культуры не приводятся. Дичание вида отмечено и на территории Курской обл. (Полуянов, 1997).

Symphoricarpos albus (L.) Blake. Г. Липецк, район силикатного завода, сосновый лес, часто, 1 VIII 2002 (LE). Во «Флоре Липецкой области» (1996) указан только в культуре. Как дичающее растение для Средней России вид еще не указывался.

Phalacroloma annuum (L.) Dumort. (*Erigeron annuus* (L.) Pers., *Stenactis annua* (L.) Cass.). Г. Липецк, парк Победы, при дороге, куртина 7 м в диам., растение 1.1 м в выс., 14 VI 2001 (LE). Указывался для некоторых областей России (Красовская, 1940; Маевский, 1964; Стародубцева, 1999; Матвеев, 2001). Для Липецкой обл. отмечается впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонов А. А. Натурализация боярышника кроваво-красного в Центральном Черноземье // Антропогенное влияние на флору и растительность. Матер. конф., посвященной памяти Н. С. Камышева, 30 ноября 2001 г. Липецк, 2001. С. 9—10.

Вьюкова Н. А. Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей / Липецкий пед. ин-т, 1983. 22 с. Деп. в ВИНИТИ 21.12.1983. № 6927-83.

Вьюкова Н. А. Формирование комплекса адвентивных растений — новый этап в развитии флоры Липецкой области // Природа малых охраняемых территорий. Воронеж, 1987. С. 78—84.

Вьюкова Н. А. Ареологическая характеристика адвентивного субэлемента флоры Липецкой области // Природные особенности заповедника «Галичья Гора». Воронеж, 1991. С. 17—24.

Голицын С. В. Деревья и кустарники ЦЧО. Воронеж, 1932. 108 с.

Григорьевская А. Я. Новые и редкие растения для Центрально-Черноземного района России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 128—131.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Каталог семян, предлагаемых в обмен Лесостепной опытно-селекционной станцией в 1990 г. Липецк, 1990. 32 с.

Красовская С. А. Список высших растений Хоперского заповедника // Тр. Хопер. заповедника. 1940. Вып. 1. С. 284—343.

Лоскутова О. С. Синантропная флора пос. ЛТЗ г. Липецка // Вопросы естествознания. Липецк, 1996. Вып. 4. Ч. 2. С. 12—13.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Матвеев Д. Е. Заметки об адвентивных растениях Волгоградской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 91—94.

Машкин С. И. Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области // Машкин С. И., Голицын С. В. Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области. Воронеж, 1952. С. 18—176.

Машкин С. И. Дендрология Центрального Черноземья. Воронеж, 1971. Т. 1. 344 с.

Определитель сосудистых растений Центра Европейской России / Под ред. И. А. Губанова, К. В. Киселевой, В. С. Новикова, В. Н. Тихомирова. М., 1995. 560 с.

Полетико О. М. Боярышник — *Crataegus* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1954. Т. 3. С. 514—577.

Полуянов А. В. Флора Курской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 16 с.

Пояркова А. И. *Amelanchier* Med. — Ирга / Под ред. П. Ф. Маевского. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 104—105.

Соколова Т. Г., Вьюкова Н. А. Введение в изучение флор (Методическое руководство к флористическим темам). М., 1985. 40 с.

Стародубцева Е. А. Сосудистые растения // Флора Воронежского заповедника. М., 1999. С. 5—96. (Флора и фауна заповедников. Вып. 78).

Тунякина Л. В. Саморегуляция древесной растительности в Каменной степи // Каменная степь — 100 лет спустя: Юбилейный сборник / Отв. ред. О. Г. Котлярова. Воронеж, 1992. С. 47—53.

Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 376 с.

SUMMARY

Data on 15 adventive plants (ergasiofigophytes) are reported. 4 species are new to the Middle Russia. New localities of 11 species are indicated.

УДК 581.9(470.65) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 5

© А. Л. Комжа

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СЕВЕРНОЙ ОСЕТИИ. 1

A. L. KOMZHA. FLORISTIC RECORDS IN THE NORTHERN OSSETIA. 1

Северо-Осетинский государственный природный заповедник, Алагир

Поступила 15.09.2003

Приведены сведения о 6 видах сосудистых растений, новых и редких для Северной Осетии; один из них — *Menyanthes trifoliata* — был известен на этой территории только в ископаемом состоянии.

Ключевые слова: Кавказ, Северная Осетия, флористические находки, сосудистые растения, вид (новый, редкий, адвентивный).

Инвентаризация флоры Северной Осетии позволила выявить ряд новых для нее таксонов, в числе которых — вид природной флоры *Menyanthes trifoliata* L. и адвентики: *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth, *Solanum villosum* Mill. Сорняк южноазиатского происхождения *Eleusine indica* (L.) Gaertn., найденный во Владикавказе еще во второй половине 1920-х годов, с тех пор не собиравшийся и поэтому практически забытый, недавно обнаружен в Северной Осетии в ряде новых пунктов. Отмечено формирование во Владикавказе островной популяции *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze: расширению ареала вида способствовало использование генеративных побегов кермека на метлы службами городского жилищно-коммунального хозяйства.

При проведении собственных сборов автора статьи его фамилия, как правило, опущена, другие коллекторы указываются в тексте.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. — Североамериканский вид, появившийся в ботанических садах Европы в XVIII в. (Абрамова, 2003). В 1870-х годах занесен в Киевский ботанический сад, откуда распространился по Украине (впервые выявлен как сорное в 1925 г.) и некоторым регионам России (Смольянинова, 1959). К настоящему времени он стал одним из широко распространенных сорняков черноземной полосы европейской части СНГ (Игнатов и др., 1990), где является рудерально-сегетальным сорняком, в посевах встречается пока еще редко, но имеет тенденцию к превращению в сегетальный сорняк (Ульянова, 1998).

А. А. Гроссгейм (1949) не привел этот вид для флоры Кавказа и лишь предположил возможность его находок на Северном Кавказе. С 1950-х годов *C. xanthiifolia* отмечается в Краснодарском и Ставропольском краях (Смольянинова, 1959; Косенко, 1970; Галушко, 1980б; Каталог..., 1987; Михеев, 2000). На Ставрополье, в недавнем прошлом лишь изредка встречавшийся в рудеральных сообществах, вид к настоящему времени широко распространился и нередко формирует обширные монодоминантные заросли площадью до 2—3 га (Ульянова, 1998).

Расселяясь в юго-восточном направлении, преимущественно вдоль крупных транспортных магистралей, *C. xanthiifolia* проник в предгорья Центрального Кавказа. В 1965 г. вид был отмечен в Кабардино-Балкарии (г. Нальчик) А. Х. Кушховым (1974), который также указал на возможность его произрастания и восточнее — в соседних Северной Осетии и Чечено-Ингушетии. Первое из этих предположений удалось подтвердить лишь недавно, когда *C. xanthiifolia* был найден нами в ряде пунктов Северо-Осетинской наклонной равнины (первое документированное указание вида для Северной Осетии): северная окраина с. Карджин, обочина дороги, 400 м над ур. м., пл., 21 VIII 2001, И. Бируля, А. Комжа; ж.-д. станция Даргкох, на свалке, 350 м над ур. м., пл., 21 VIII 2001, они же; западная окраина г. Беслан, на мусорных местах по пустырям, прилегающим с юга и запада к Беслановскому маисовому комбинату, около 460 м над ур. м., пл., 1 IX 2001, они же.

В Беслане и Даргкохе *C. xanthiifolia* наблюдается нами с конца 1990-х годов, но, несомненно, появился там намного раньше. Об этом, в частности, свидетельствует достаточно высокая степень освоенности им биотопов и то, что задолго до этого был отмечен занос *C. xanthiifolia* в более восточные районы Северного Кавказа: первые единичные находки в Дагестане (в том числе в г. Махачкала — в 240 км восточнее г. Беслан) были сделаны еще в начале 1980-х годов (Ибрагимов, 1989).

В перечисленных пунктах на территории Северной Осетии *C. xanthiifolia* произрастает на пустырях среди рудеральной растительности, тяготея к свалкам. Общая численность вида и занимаемые им площади невелики, характер распространения очаговый: на небольших участках, площадью 20—30(60) м^2, он формирует монодоминантные сообщества. Наиболее крупной является бесланская популяция. Поскольку г. Беслан является узлом железнодорожных и автомобильных магистралей, можно ожидать дальнейшего распространения *C. xanthiifolia* в регионе.

Eleusine indica (L.) Gaertn. — Вид южноазиатского происхождения, широко распространенный в тропических и субтропических областях Старого и Нового Света (Цвелёв, 1976; Цвелёв, Бочкин, 1992). На Кавказе наиболее ранняя находка была сделана О. И. Совичем (Шовицем) 29 VII 1830 в Гурии (Западная Грузия), где растение было найдено как сорное в посевах (Гроссгейм, 1939а). Широко распространен в Западном и Восточном Закавказье и на Черноморском побережье Краснодарского края (в Северо-Западном Закавказье); известен как сегетальный сорняк и рудеральное растение (Рожевиц, 1934; Гроссгейм, 1939а, б, 1949; Косенко, 1970; Цвелёв, 1976; Никитин, 1983; Зернов, 2000). Следует заметить, что в районе г. Сочи *E. indica* известен не с 1951 г., как указывают Н. Н. Цвелёв и В. Д. Бочкин (1992), а с более раннего времени. Об этом, в частности, свидетельствует эксикат вида (Herbarium Florae Caucasicae curante G. Woronow. Fasc. IX. VI. 1931. № 405): «Distr. Sotshi. In viaticis et ad habitationes circa Sotshi. 20 VIII (2 IX) 1916, lg. I. Kuprijanov» (LE).

На Северном Кавказе *E. indica* впервые отмечен во второй половине 1920-х годов Б. Н. Горбачевым (1932) в г. Владикавказе (Орджоникидзе) в Северной Осетии. Вид был охарактеризован им как придорожный сорняк, не встречающийся в посевах. Впоследствии данные об этом местонахождении E. indica, единственном известном в то время на северном макросклоне Большого Кавказа и в Предкавказье, были приведены в ряде публикаций (Новопокровский, Косенко, 1933; Гроссгейм, 1939а, б, 1949; Середин, 1966а, б). Однако во «Флоре СССР» (Рожевиц, 1934) и в более поздних сводках, содержащих сведения о сорных растениях Северного Кавказа (Цвелёв, 1976; Галушко, 1978; Никитин, 1983), *E. indica* для данного региона (и конкретно для Северной Осетии) не указан.

Между тем *E. indica* не только по-прежнему присутствует в растительном покрове Северной Осетии, но и расширяет свой ареал, что подтверждают новые находки вида на предгорной равнине: правобережье р. Терек, 1 км севернее с. Михайловское, в разреженной низкотравной сорной растительности на полевой дороге, 580 м над ур. м., 20 VI 2002; левобережье р. Ардон, 2 км юго-западнее г. Ардон, 470 м над ур. м., цв., 5 VI 2001, И. Бируля, А. Комжа: на территории заброшенной конефермы, занятой преимущественно рудеральным высокотравьем, вид приурочен к небольшому (площадью около 50 м^2) отрезку грунтовой дороги, где формирует разреженное монодоминантное сообщество; около 15 км южнее г. Ардон (вверх по высотному профилю северного макросклона Большого Кавказа); на южной окраине г. Алагир, у подножия северного склона Лесистого хр., единично на автостанции, в трещине асфальтового покрытия, 640 м над ур. м., опадение пл., 22 IX 1992. В первых двух из перечисленных пунктов вид представлен локальными популяциями.

На Северном Кавказе *E. indica* отмечен также в 1991 г. в г. Краснодаре, где произрастает в большом количестве, свидетельствующем о его довольно давнем заносе (Цвелёв, Бочкин, 1992).

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth. — На Кавказе впервые обнаружен 16 IX 1926 А. К. Макашвили в Западном Закавказье, в Чакве (Аджария) как сорное в посевах риса (Гроссгейм, 1939а). Позднее был собран на Северном Кавказе, на Кубани: «станица Усть-Лабинская, на однолетней залежи, IX 1934, Б. Ф. Соловьев, опр. И. В. Новопокровский» (LE). В настоящее время известен в регионе в ряде пунктов Краснодарского и Ставропольского краев, в Кабардино-Балкарии и Дагестане (Гроссгейм, 1939б, 1949; Середин, 1966б; Косенко, 1970; Цвелёв, 1976; Галушко, 1978; Никитин, 1983; Ибрагимов, 1989; Кушхов, 1989; Михеев, 2000; Иванов, 2001).

В Северной Осетии *E. villosa* отмечен на южной окраине г. Алагир: подножие Лесистого хр., центральная усадьба Северо-Осетинского заповедника, изредка среди рудеральной растительности в контуре разрушенной теплицы, около 650 м над ур. м., пл., 17, 28 VIII 2000 (первое документированное указание вида для Северной Осетии и восточной части Центрального Кавказа). Ранее был приведен для Северной Осетии без указания местонахождения (Кушхов, 1989). Можно предположить, что наиболее вероятным является занос *E. villosa* в Алагир с рассадой *Dianthus caryophyllus* L. из Кисловодска. В пользу этого варианта свидетельствуют также данные о произрастании *E. villosa* в районе Кавказских Минеральных Вод (Михеев, 2000; Иванов, 2001).

Limonium meyeri (Boiss.) O. Kuntze. — На Северном Кавказе обычен на низменностях и в передовых предгорьях, где встречается на сухих и сырых солонцеватых экотопах, солончаках, по берегам водоемов (Галушко, 1980а). С 1970-х годов в г. Владикавказе, южнее естественного ареала L. meyeri и выше него по высотному профилю северного макросклона Большого Кавказа, наблюдается формирование островной популяции вида. Она локализована в зоне контакта предгорной равнины с Лесистым хр. Причиной появления там *L. meyeri* явилось использование метел из его генеративных побегов, заготавливавшихся в Моздокском р-не Северной Осетии и на сопредельных с ним территориях Ставрополья и Чечено-Ингушетии: часть метельного материала поставлялась потребителям в фазе плодоношения. Позднее кермек для метел поставлялся из равнинной части Дагестана. Проведенная в последние годы гербаризация материала выявила, как и прежде, его принадлежность *L. meyeri* (5 IX 1984, 18 VIII 1990, А. Комжа; 15 VII 2001, И. Бируля, А. Комжа).

Владикавказ расположен в зоне избыточного увлажнения, с годовым количеством осадков 800—900 мм (Атлас..., 1967; Будун, 1994). Ее почвенно-климатические условия неблагоприятны для произрастания *L. meyeri* по ряду экологических характеристик, в частности по количеству осадков, поскольку первичный ареал вида находится в зоне недостаточного увлажнения (годовое количество осадков составляет там менее 400—500 мм).

Наблюдающийся рост численности *L. meyeri* и его распространение по Владикавказу обеспечивается благодаря постоянному заносу семян из природных популяций вида в Дагестане с поставляемым оттуда метельным материалом.

Menyanthes trifoliata L. — На северном макросклоне Большого Кавказа редок. Найден в бассейне р. Гизельдон, в области Северной юрской депрессии (первое указание вида для Северной Осетии): Даргавская котловина, около 4 км к северу, от с. Даргавс, левобережная надпойменная терраса р. Штырдон (Стырдон, Даргавсидон) у подножия восточного склона горы Тбаухох (Скалистый хр.), небольшие родниковые болотца среди злаково-разнотравного выпасаемого луга, 1360 м над ур. м., вег., 27 VI 1995, И. Бируля, А. Комжа. Вид произрастает на площади около 300 кв. м.

Отмеченное местонахождение *M. trifoliata* — одно из немногих, известных на Большом Кавказе. Ближайшие из них расположены на сопредельной с Россией территории Грузии: в Хеви, на северном макросклоне Большого Кавказа (Сахокиа, Хуцишвили, 1975), а также в Закавказье — в районе Крестового перевала и в Южной Осетии (LE).

Даргавская микропопуляция *M. trifoliata* расположена в среднегорном лесном поясе на высоте 1360 м над ур. м. — значительно ниже других известных местонахождений вида на Северном Кавказе, локализованных в высотном диапазоне 1500—1900 м над ур. м., в верхнегорном лесном поясе (Тумаджанов, 1962а, б; Косенко, 1970; Сахокиа, Хуцишвили, 1975; Галушко, 1980а и др.). Таким образом, новая находка позволяет внести коррективы в существующие представления о нижнем пределе высотного распространения вида в данном регионе.

В далеком прошлом *M. trifoliata* являлся характерным элементом послеледниковой водно-болотной растительности Большого Кавказа. С конца среднего голоцена в связи с изменением климата от влажного и прохладного к более сухому и теплому вид в данном регионе постепенно исчезает, в настоящее время он является угасающим ледниковым реликтом (Тумаджанов, 1955, 1962а, б; Воробьева, 1988 и др.).

По данным анализа пыльцевых спектров Згидского торфяника (2000 м над ур. м.), *M. trifoliata* вымер там около 2 тыс. лет назад (Князев и др., 1992). Очевидно, та же участь должна была постичь и другие популяции вида во внутригорных районах Северной Осетии, к югу от Скалистого хр. Однако даргавская находка показывает, что вид там все-таки сохранился. Это «живое ископаемое» необходимо включить в Республиканскую Красную книгу (с отнесением к категории 1), а участок, на котором локализована реликтовая микропопуляция вида, объявить памятником природы регионального значения, с выделением охранной зоны.

Опубликованные К. П. Поповым (1986а, б) сведения о произрастании *M. trifoliata* в Северной Осетии на Тарском торфянике, расположенном в верховьях р. Камбилеевки (область распространения широколиственных лесов, нижнегорный лесной пояс, 835 м над ур. м.), являются, по свидетельству самого К. П. Попова (устное сообщение), ошибочными и обязаны своим происхождением неточному воспроизведению данных первоисточника — работы И. И. Тумаджанова (1962а). Последний действительно отмечал присутствие *M. trifoliata* (равно как и *Comarum palustre* L.) на Татарском торфянике, но не в современный период, а в далеком прошлом. Упомянутые виды исчезли на торфянике к верхнему отделу среднего голоцена, а ныне представлены там лишь в ископаемом состоянии (Тумаджанов, 1955, 1962а, б).

Solanum villosum Mill. (=*S. luteum* Mill.) — Сорное растение, распространенное в Европе, Средиземноморье, Малой и Средней Азии. На Кавказе, редок, известен в Закавказье, а также на Северном Кавказе: в Ставропольском и Краснодарском краях (Черноморское побережье Кавказа и Западное Предкавказье, с рядом сопредельных районов Западного Кавказа), в Кабардино-Балкарии и Дагестане (Гроссгейм, 1949, 1967; Пояркова, 1955, 1981; Косенко, 1970; Галушко, 1980б; Магулаев, 1984; Каталог..., 1987; Зернов, 2000; Иванина, Попова, 2000; Иванов, 2001).

S. villosum отмечен нами на предгорной равнине в Северной Осетии, на западной окраине г. Беслан (первое указание вида для Северной Осетии и восточной части Центрального Кавказа): территория Бесланского маисового комбината и его ближайшие окрестности, рассеянно на пустырях среди рудеральной растительности вдоль железной и автомобильных дорог, около 460 м над ур. м., пл., 18 VIII, 1 IX 2001, И. Бируля, А. Комжа.

Принимая во внимание указанные выше контуры ареала вида на Кавказе, можно предположить, что его занос в г. Беслан мог произойти, равным образом, с севера и северо-запада (из Краснодарского, Ставропольского краев и Кабардино-Балкарии), с востока (из Дагестана, через Чечню и Ингушетию) или с юга (из Закавказья): эти регионы связаны с ним крупными транспортными артериями. Вместе с тем наиболее вероятным представляется занос *S. villosum* с северо-западного направления, поскольку в основном оттуда на Бесланский маисовый комбинат поставляется на переработку кукуруза.

Перечисленные образцы видов хранятся в Гербарии Северо-Осетинского заповедника, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор сердечно благодарит И. В. Бируля за помощь в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. М. *Cyclachaena xanthiifolia* (*Asteraceae*) в южных районах Предуралья (Башкортостан) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 67—76.

Атлас Северо-Осетинской АССР. М., 1967. 31 с.

Будун А. С. Природа, природные ресурсы Северной Осетии и их охрана. Владикавказ, 1994. 254 с.

Воробьева Ф. М. Растения // Красная книга Карачаево-Черкесии: Редкие и исчезающие виды фауны и флоры. Ставрополь, 1988. С. 100—139.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 318 с.; 1980а. Т. 2. 352 с.; 1980б. Т. 3. 328 с.

Горбачев Б. Н. Сорно-полевая растительность и меры борьбы с нею в зоне ГЗОС // Тр. Горской зональной кукурузно-соево-картофельной опытной станции. Сер. 1. 1932. Вып. 3. С. 1—51.

Гроссгейм А. А. О распространении по Кавказу субтропических однодольных пришельцев-сорняков. Баку, 1939а. 77 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1939б. Т. 1. 404 с.; Л., 1967. Т. 7. 894 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Ибрагимов К. Г. Сегетальные, рудеральные и придорожные растения ДАССР // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 62—63.

Иванина Л. И., Попова Т. Н. Обзор семейства *Solanaceae* во флоре Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 138—152.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Изд. 2. Ставрополь, 2001. 200 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Князев А. В., Савинецкий А. Б., Гей Н. А. История растительного покрова Северной Осетии в голоцене // Историческая экология диких и домашних копытных: История пастбищных экосистем. М., 1992. С. 84—108.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Кушхов А. Х. Два новых сорняка в КБАССР // Вопросы ботаники. 1974. Вып. 1. С. 13—15.

Кушхов А. Х. Новинки андвентивной флоры для КБАССР и сопредельных территорий // Матер. совещ. «Проблемы изучения адвентивной флоры СССР». М., 1989. С. 77—78.

Магулаев А. Ю. Цитотаксономическое изучение некоторых цветковых растений Северного Кавказа // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 511—517.

Михеев А. Д. Флора района Кавказских Минеральных Вод и прилегающих территорий (анализ и вопросы охраны): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 52 с.

Никитин В. В. Сорные растения СССР. Л., 1983. 454 с.

Новопокровский И. В., Косенко И. С. Районы сорной растительности Северо-Кавказского края. Ростов-на-Дону, 1933. 34 с.

Попов К. П. Редкие и исчезающие виды флоры Северной Осетии // Растительные ресурсы: Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1986а. С. 257—269.

Попов К. П. Редкие растительные сообщества Северо-Осетинской АССР // Растительные ресурсы: Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1986б. С. 142—158.

Пояркова А. И. Сем. Пасленовые — *Solanaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 1—117.

Пояркова А. И. Сем. *Solanaceae* Juss. — Пасленовые // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 179—201.

Рожевиц Р. Ю. Колено Хлорисовые — *Chlorideae* Kunth // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 284—291.

Сахокиа М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.

Середин Р. М. Дикорастущие злаки Северного Кавказа (Пособие для определения) // Уч. зап. 1966а. Т. 6. Вып. 2. С. 1—92. (Пятигор. фармац. ин-т; Ставроп. краев. науч. фармац. общ-во).

Середин Р. М. О некоторых редких и критических злаках Северного Кавказа // Уч. зап. Каб.-Балк. гос. ун-та. Сер. сельскохозяйственная. 1966б. Вып. 28. С. 490—507.

Смольянинова Л. А. Род Циклахена — *Cyclachaena* Fresen. // Флора СССР. М.; Л., 1959. Т. 25. С. 515—517.

Тумаджанов И. И. К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1955. Т. 17. С. 161—219.

Тумаджанов И. И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука // Тр. Теберд. гос. заповедника. 1962а. Вып. 4. С. 118—128.

Тумаджанов И. И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука как реликт ледниковой эпохи // Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л., 1962б. С. 66—73. (Проблемы ботаники. Т. 6).

Ульянова Т. Н. Сорные растения во флоре России и других стран СНГ. СПб., 1998. 343 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

SUMMARY

Results of an inventory of the vascular plant flora of the Northern Ossetia are presented. A number of new and rare species (aboriginal and adventive) are recorded. The most interesting of the six presented is a glacial relict *Menyanthes trifoliata*, which was recorded before in the Northern Ossetia in a fossil state only.

УДК 581.9(571.6)

© С. Х. Шхагапсоев, Г. Х. Киржинов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

S. H. SHHAGAPSOEV, G. H. KIRZHINOV. FLORISTIC RECORDS IN KABARDINO-BALKARIA (CENTRAL CAUCASUS)

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова
360004 Нальчик, ул. Чернышевского, 173
Факс (095)3379995

Поступила 12.05.2003
Окончательный вариант получен 30.07.2003

Сообщается о находке в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) *Batrachium aquatile* и новых местонахождениях 3 редких для этого региона видов — *Comarum palustre*, *Hypericum orientale* и *Polystichum lonchitis*.

Ключевые слова: флора, новые местонахождения, редкие виды, Центральный Кавказ, Верхняя Балкария.

При исследовании в 1999—2002 гг. флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника нами были обнаружены 1 новый и 4 редких для флоры Кабардино-Балкарии (КБР) вида сосудистых растений. Гербарные образцы хранятся в Кабардино-Балкарском государственном университете (г. Нальчик) и Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Batrachium aquatile (L.) Dumort. — Новый для территории республики редкий субсредиземноморский вид. А. И. Галушко (1978) не указывает данный вид для Северо-Кавказского региона. А. Л. Иванов (2001) приводит это растение для Ставропольского края как редкий вид. Растение нами найдено в урочище Агаштан (Черек-Балкарский, 2800 м над ур. м., 10 VI 2000), где оно образует чистые группировки на зарастающих каровых озерах Тахъанла-Стауат, 10 VI 2000.

Comarum palustre L. — Редкий реликтовый в Кабардино-Балкарии бореальный вид (Галушко, 1980). Растение найдено в ущелье р. Черек-Балкарский выше Штулинской поляны, в нарзановом болоте на высоте 2600 м над ур. м., 10 VII 1999 и в ущелье р. Хазнидон на увлажненных экотопах, 20 VII 1999, на границе с Республикой Северная Осетия-Алания.

Hypericum orientale L. — Редкий для республики вид. Был известен только по 1 образцу из Эльбрусского р-на («верховья р. Баксан, Терскол, 2200 м над ур. м., 8 IX 1956, А. В. Яшина» — LE), хотя Т. Г. Леонова (1991) указывает этот вид для всего Кавказа. Нами вид собран в ущелье р. Черек-Балкарский, на каменистых склонах южной экспозиции горы Тар-Ташла, на высоте 1900 м над ур. м., 11 VI 1999; образует группировки.

Polystichum lonchitis (L.) Roth. — Бореальный с дизъюнктивным ареалом редкий вид. Первоначально не был указан для территории Кабардино-Балкарии А. И. Галушко и Г. Л. Кудряшовой (1962). Впоследствии Кудряшова (2000, 2001) указала данный вид для Центрального Кавказа, в том числе и КБР. Нами растение неоднократно собиралось на крупнокаменистых осыпях альпийского пояса в Приэльбрусье (Шхагапсоев, 2000). Новое местонахождение отмечено в пределах Бокового хр. Чегемского ущелья в сосновом лесу из *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch (ущелье Башиль-Аузу-Су, 1800—1900 м над ур. м., 15 V 2000). Находка расширяет представления о его биоэкологическом диапазоне.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Н. Н. Цвелёву, Н. Н. Портениеру за помощь при определении и уточнении видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 317 с.; 1980. Т. 2. 350 с.

Галушко А. И., *Кудряшова Г. Л.* Папоротники Кабардино-Балкарии // Уч. зап. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. Нальчик, 1962. Вып. 16. С. 31—43.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Изд. 2. Ставрополь, 2001. 200 с.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов папоротников (*Polypodiophyta*) Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 144—164.

Кудряшова Г. Л. Критический обзор папоротников Кабардино-Балкарии // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа. Нальчик, 2001.

Леонова Т. Г. Род *Hypericum* L. (*Hypericaceae*) во флоре Кавказа // Новости систематики высших растений. Л., 1991. Т. 28. С. 117—125.

Шхагапсоев С. Х. Многорядник копьевидный // Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик, 2000. 307 с.

SUMMARY

A new record for the flora of Kabardino-Balkaria — *Batrachium aquatile* (L.) Dumort. — and new locations of four rare species (*Comarum palustre* L., *Hypericum orientale* L., *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Thesium alpinum* L.) have been found. The limits of distribution of the above mentioned species have been defined more precisely.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© **А. А. Чеботарь, Г. Г. Постолаке**

ТАТЬЯНА СЕРГЕЕВНА ГЕЙДЕМАН (1903—1995): к 100-летию со дня рождения

A. A. CHEBOTAR, G. G. POSTOLAKE. TATIANA SERGEEVNA GEIDEMAN (1903—1995): ON THE 100-YEARS ANNIVERSARY

Ботанический сад Академии наук Молдовы
2002 Кишинев, ул. Пэдурий, 18
Поступила 11.12.2003

11 ноября 2003 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Татьяны Сергеевны Гейдеман, члена-корреспондента Академии наук Молдовы, заслуженного деятеля наук, доктора биологических наук, профессора.

Т. С. Гейдеман родилась и закончила среднюю школу в г. Тбилиси (Грузия), а затем сельскохозяйственный факультет Тбилисского политехнического института. С 1930 г. она работала в должности ботаника Наркомзема Азербайджана, а с 1932 г. старшим научным сотрудником Ботанического института Академии наук Азербайджана. В первые годы работы Т. С. участвовала в геоботанических обследованиях пастбищ Азербайджана под руководством крупного исследователя флоры и растительности Кавказа А. А. Гроссгейма. В период с 1930 по 1940 г. Т. С. Гейдеман исследовала флору и растительность отделенных территорий, а во время Великой Отечественной войны совместно с другими исследователями Кавказа изучала растительные ресурсы Азербайджана. Полученные ею данные вошли в 1-й том монографии «Деревья и кустарники Азербайджана» и справочник «Пищевые растения Азербайджана». В 1938 г. Т. С. защитила кандидатскую диссертацию на тему: «Нагорные ксерофиты южного Карабаха».

С 1947 г. начался молдавский период научной деятельности Т. С., сначала в должности старшего научного сотрудника Молдавской базы АН СССР (Кишинев). Она активно включилась в исследование флоры и растительности Молдавии, организовала экспедиции, собрала большой гербарий, сделала много геоботанических описаний.

18 июня 1950 г. было принято решение о создании в Кишиневе Ботанического сада. Директором его была назначена Т. С. Гейдеман. В течение 1950—1964 гг. Т. С. организовала работы по зеленому строительству Ботанического сада (на территории, где ныне находится Дендрарий муниципия Кишинева). На этой территории было начато создание коллекции цветочно-декоративных, лекарственных, эфиромасличных, кормовых и других растений.

Т. С. Гейдеман вначале организовала группу, а в 1965 г. Лабораторию флоры и геоботаники в составе Ботанического сада Академии наук Молдавии, которую возглавляла на протяжении 30 лет. Научные исследования проводились в 3 направлениях: флористика, геоботаника и лесоведение.

Профессор Т. С. Гейдеман активно проводила полевые исследования, собирала большой гербарный материал и совместно с профессором В. Н. Андреевым организовала Республиканский Гербарий в составе Ботанического сада Академии наук Молдавии, который в настоящее время насчитывает более 200 тыс. гербарных листов. На основании проведенных исследований в 1954 г. Т. С. опубликовала «Определитель растений Молдавской ССР», который был переиздан в 1975 и 1986 гг.

Другой крупной работой является «Растительный мир Молдавии», над которой много трудилась Т. С. и коллектив ботаников в составе: А. И. Истрати, Л. П. Николаева, В. А. Киртока, К. Р. Витко, Г. Г. Постолаке, Д. И. Гочу, А. Ф. Райлян и др. В этой работе было описано большинство растений флоры Молдавии: лесные, лесных полян и опушек, луговые, прибрежные, водные и солончаковые, растения степей, известняковых склонов и сорные виды.

Много внимания Т. С. уделяла изучению распространения растений. Использовав точечный метод, она составила карты распространения всех видов флоры Молдавии. В «Определителе высших растений Молдавской ССР» (1986) Т. С. дала краткую характеристику распространения каждого вида флоры Молдовы. Ею опубликован ряд статей с указанием подробного распространения некоторых видов растений, как например, статьи об *Andropogon ischaemum*, *Lembotropis nigricans* (совместно с А. И. Истратий), *Coronilla elegans*, некоторых сорных видах. Т. С. опубликовала ряд статей о флоре оползневых и эродированных земель и о растениях, произрастающих на толтрах.

С начала научной деятельности профессор Т. С. Гейдеман значительное место уделяла геоботаническим работам. Она сделала много геоботанических описаний, относящихся ко всем типам растительности. В 1952 г. опубликовала работу «Краткий очерк растительного покрова Молдавской ССР», которая на протяжении многих лет была основной работой в этой области. Т. С. Гейдеман и Л. П. Николаева совместно с украинскими учеными Б. Ф. Остапенко, М. С. Улановским и др. опубликовали монографию «Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР». В этой работе были описаны 104 лесные ассоциации.

В монографии «Буковая дубрава Молдавской ССР» (1969) Т. С. описала ассоциации буковых лесов Молдавии. На основании этих и других работ Т. С. Гейдеман разработала классификацию лесных сообществ Молдавии. В классификации растительных и других геоботанических работах много внимания обращается на связь растительности с почвами. Совместно с почвоведом Л. Н. Рябининой она осуществляла работы по исследованию влажности почв.

Значительный вклад Т. С. внесла в работу по картированию растительного покрова. Ею были составлены карта растительности Молдавии (1972) и геоботаническое районирование Молдавии (1964, 1966, 1972, 1979). В 1966 г. Т. С. по совокупности работ успешно защитила докторскую диссертацию на тему «Растительный покров Молдавии».

Т. С. Гейдеман внесла существенный вклад в развитие теоретических основ типологии лесов Молдавии. В 1962—1963 гг. она исследовала леса Молдавии. Ею были описаны типы леса и была разработана типология лесов Молдавии. В 1965—1972 гг. сотрудники Лаборатории флоры и геоботаники Г. П. Симонов, А. И. Вайнштейн, Г. Г. Постолаке, В. А. Киртока, Ш. Н. Лазу и А. И. Истрати под руководством Т. С. Гейдеман осуществляли картирование типов леса и составили карты типов леса Центральной Молдавии. После установления типов леса были начаты их стационарные исследования. В 1967—1972 гг. Т. С. с аспирантами В. А. Киртока, Ш. Н. Лазу и Г. Г. Постолаке исследовали биологическую продуктивность основных типов леса Молдавии в плане реализации Международной биологической программы «Человек и биосфера». Результаты этих работ были опубликованы в 1978 г. в монографии «Экология и биологическая продуктивность грабовой дубравы» и в нескольких сборниках «Дубравы Центральной Молдавии», «Биологическая продуктивность и экология молдавских дубрав», «Биологическая продуктивность дубрав Центральной Молдавии». Типология лесов Молдавии, разработанная профессором Т. С. Гейдеман совместно с украинскими коллегами, была внедрена в работах по лесоустройству в 1965, 1975, 1985 гг.

Т. С. уделяла большое внимание проблеме охраны флоры и растительности. На основании проведенных работ были предложены для взятия под охрану государства участки с редкими видами и ценной растительностью. Много лет она возглавляла работу по проблеме «Научные основы охраны природы Молдавии». Т. С. Гейдеман провела совместные исследования с учеными Украины — Б. Ф. Остапенко, В. Д. Воробьевым, С. С. Стойко, А. Л. Бельгард, А. П. Травлеевым, и Белоруссии — В. И. Парфеновым и др. В результате совместных исследований была издана коллективная работа «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии» (1980). Т. С. опубликовала 120 научных работ, из них 15 монографий. Наряду с научно-исследовательской деятельностью она вела педагогическую работу в университетах Баку и Кишинева. Под руководством Т. С. Гейдеман 10 соискателей защитили кандидатские диссертации. На протяжении ряда лет вела большую общественную работу как член РИСО АН МССР, член редакции журнала «Известия АН МССР, серия биологических и химических наук», член ряда ученых и проблемных советов. В течение многих лет Т. С. Гейдеман возглавляла Ботаническое общество Молдавии. В 1970 г. она была избрана членом-корреспондентом Академии наук Молдавии. Научная и научно-педагогическая деятельность Т. С. Гейдеман была отмечена правительственными наградами, а в 1967 г. ей было присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Молдавии».

УДК 92(47 + 57) 58

Бот. журн., 2004 г., т. 89. № 5

© А. М. Айрапетян

ЕВГЕНИЯ МИХАЙЛОВНА АВЕТИСЯН
(к 80-летию со дня рождения)

A. M. HAYRAPETYAN. YEVGENIA MICHAJLOVNA AVETISYAN:
ON THE OCCASION OF HER 80th ANNIVERSARY

Институт ботаники Национальной академии наук Республики Армении
375063 Республика Армения, Ереван, Аван-63
E-mail: allina@freenet.am

Исполнилось 80 лет со дня рождения и 60 лет трудовой деятельности одного из крупнейших специалистов в области палинологии Евгении Михайловны Аветисян.

Е. М. Аветисян родилась 15 июля 1923 года в г. Гюмри (бывш. г. Ленинакан, Армения) в семье мастерового. В 1940 году Е. М. поступила на биологический факультет Ереванского государственного университета (ЕГУ). Курс лекций по ботанике вел в то время зав. кафедрой морфологии и систематики растений А. Л. Тахтаджян, умевший привлечь студентов своими чрезвычайно интересными лекциями. Благодаря его влиянию Е. М. очень увлеклась ботаникой, и в частности одним из ее молодых, только еще нарождавшихся в Армении направлений — палинологией.

Несомненные способности и большое трудолюбие Е. М. Аветисян не могли не обратить на себя внимание А. Л. Тахтаджяна. В 1944 г. по его предложению Е. М., будучи еще студенткой, поступает на работу в качестве лаборанта в недавно организованный им сектор эволюционной морфологии и палеоботаники Института ботаники АН Армении. Это позволило Е. М. принимать активное участие в организованных Арменом Леоновичем многочисленных экспедициях по изучению флоры и растительности Армении.

Вместе с этим Е. М. успевает оказывать посильную помощь Армену Леоновичу в оформлении его монографии «Морфологическая эволюция покрытосеменных» (1948). Все рисунки пыльцевых зерен к главе «Микроспорангии и микроспоры» выполнены ею с почти фотографической точностью.

Палинологические исследования в Армении были начаты в 1945 г. на кафедре морфологии и систематики растений ЕГУ по инициативе Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского. Их совместную статью «Опыт стандартизации палинологической терминологии», написанную в том же году, фактически можно считать первой работой по палинологии, вышедшей в Армении. Изучению морфологии пыльцевых зерен и методам их обработки была посвящена дипломная работа Е. М. Аветисян.

Одновременно с ЕГУ палинологические исследования были начаты также в Институте ботаники, где на основе существующего гербарного материала была заложена коллекция препаратов пыльцевых зерен — палинотека, насчитывающая в настоящее время более 14 тыс. препаратов.

Неоценимы заслуги Е. М. в становлении палинологии как самостоятельного раздела науки, не только в масштабах Армении, но и всего бывшего Советского Союза. Возглавляя с 1950 г. группу палинологов в отделе систематики и географии высших растений Института ботаники НАН РА, она уже в то время особое внимание обращает на несомненную значимость применения палинологических данных для целей систематики. В 1948 г. вышла в свет ее работа «Пыльца кавказских представителей *Campanulaceae*», в которой морфология пыльцевых зерен была использована для диагностики кавказских родов семейства. Предложенный еще в 1950 г. упрощенный ацетолизный метод до сих пор с успехом применяется при обработке пыльцы современных растений.

С 1947 г. Е. М. — младший научный сотрудник Института ботаники. Работая в этой должности она одновременно проводила исследования по семейству бурачниковых. В 1952 г. Е. М. защитила кандидатскую диссертацию по теме «Морфология микроспор бурачниковых и ее значение для познания филогении семейства», которая в 1956 г. вышла в виде монографии в «Трудах Ботанического института АН АрмССР». Е. М. была детально изучена морфология пыльцевых зерен 52 родов сем. *Boraginaceae*, а также 54 родов из семейств *Labiatae*, *Convolvulaceae*, *Polemoniaceae*, *Hydrophyllaceae* и *Lennoaceae*. Для сем. *Boraginaceae* ею были описаны 25 типов пыльцы и высказана гипотеза об основных направлениях их эволюции, а проведенный сравнительно-палинологический анализ подтвердил близкородственные связи данного семейства с семействами *Hydrophyllaceae* и *Lennoaceae*.

В 1950 г. Е. М. совместно со своей помощницей и первой ученицей Л. К. Манукян начала работу по изучению морфологии пыльцы региональной флоры. Позднее к группе палинологов присоединились А. К. Мехакян, В. Ш. Агабабян (который еще в начале 1970-х годов впервые в Армении провел изучение ультратонких срезов оболочки пыльцы примитивных покрытосеменных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа), а также А. М. Айрапетян. Начиная с 1954 г. и по настоящее время результаты многолетних палинологических исследований, постоянно пополняющиеся новыми данными, включались в комплекс родовых диагностических признаков, приводимых в многотомном издании «Флора Армении». Все эти годы, т. е. почти полвека, Е. М. неустанно успешно руководила работами, проводимыми палинологами в этом направлении. Без преувеличения можно сказать, что Е. М. содержит в себе богатейший и уникальнейших «банк данных» по пыльце растений армянской флоры.

Нельзя не отметить высокий профессиональный уровень Е. М. не только как палинолога, но и как систематика растений. Ею для названного выше издания наряду с палинологической характеристикой родов флоры Армении таксономически обработан целый ряд таких сложных семейств, как *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Geraniaceae*, *Boraginaceae* и др.

С 1956 г. Е. М. — старший научный сотрудник. Помимо работ по изучению пыльцы местной флоры и подготовке очередных томов «Флоры Армении» Е. М. начинает исследования по морфологии пыльцы отдельных семейств порядка *Campanulales* — одного из высокоспециализированных порядков сростнолепестной и энтомофильной линии развития покрытосеменных растений. В 1967 г. выходит статья Е. М. «Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении», которая фактически послужила основой для зарождения и дальнейшего развития в Армении нового, эволюционного направления в палинологии. Начав изучение пыльцы порядка *Campanulales* (а затем и надпорядка *Campanulanae*) на уровне светового микроскопа, Е. М. в дальнейшем широко использует данные, полученные с помощью как сканирующего, так и трансмиссионного микроскопов. Результаты исследований, проводимых на протяжении более двух десятков лет, послужили основой для докторской диссертации «Палинология надпорядка *Campanulanae*», которую Е. М. защитила в 1988 г.

Интенсивная и напряженная работа по указанным выше двум довольно обширным направлениям палинологических исследований не помешала Е. М. возглавить с начала 1980-х годов работы по подготовке «Определителя пыльцы деревьев и кустарников Армении». Эта монография явилась первой попыткой создания определителя пыльцы региональной флоры в масштабах республики. Исследование включает данные по морфологии пыльцы 214 видов древесных растений, относящихся к 95 родам и 49 семействам, при этом все рисунки, отражающие диагностические признаки пыльцевых зерен по каждому из изученных родов, выполнены исключительно самой Е. М. Исследования, проведенные с помощью светового микроскопа, были завершены к началу 1990-х годов, однако тяжелое экономическое положение в республике отодвинуло составление «Определителя...» на целое десятилетие. В настоящее время в связи с появившейся возможностью проведения исследований с применением сканирующего электронного микроскопа палинологическая группа под руководством Е. М. продолжает работу над «Определителем...».

Огромный творческий потенциал и неистощимая работоспособность Е. М. служили ярким примером для нескольких поколений молодых ученых, имевших возможность проводить свои исследования под ее руководством. Е. М. Аветисян охотно делится своими знаниями и помогает словом и делом любому, кто обратится к ней за помощью и советом. Знакомила ли она с азами палинологической науки студентов, пришедших на практику в Институт ботаники, или делала доклады в президиуме Академии наук — в ее выступлениях всегда проявлялась огромная любовь к своей профессии.

Е. М. — автор более 90 работ, охватывающих целый спектр направлений палинологических исследований: палиносистематика, вопросы эволюции и филогении в палинологии, палеопалинология, мелиттопалинология, проблема поллинозов. Подобная широта интересов характеризует Е. М. Аветисян как специалиста высокого класса, чьи работы широко известны и высоко ценятся учеными разных стран.

За самоотверженный труд в период Великой Отечественной войны Е. М. Аветисян награждена орденом «Знак Почета» и медалями.

За многолетнюю плодотворную деятельность имя Е. М. Аветисян было внесено в Книгу почета Института ботаники Армении.

Е. М. Аветисян сыграла и продолжает играть большую роль в развитии палинологии в Армении. Благодаря ее деятельности уже больше полувека существует в Республике Армения единственный палинологический центр, где продолжаются исследования и готовятся новые кадры.

Всегда необычайно скромная и приветливая, Е. М. Аветисян неизменно пленяет своей жизнерадостностью и блестящим чувством юмора не только нас, своих коллег, испытывающих к ней глубокое и искреннее уважение, но и всех тех, кто хоть раз имел возможность общения с этой бесконечно обаятельной женщиной.

Пожелаем Е. М. Аветисян крепкого здоровья и дальнейших творческих успехов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. М. АВЕТИСЯН

1948. Пыльца кавказских представителей *Campanulaceae* // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 5. С. 199—206.

1950. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн. Т. 35. № 4. С. 385—387.

1956. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 10. С. 7—66.

1956—2001. Морфология пыльцы родов цветковых растений флоры Армении // Флора Армении. Т. 2—10. (Совместно с Л. К. Манукян, А. К. Мехакян, А. М. Айрапетян).

1960. О необходимости применения двух методов обработки при исследовании пыльцы // Изв. АН АрмССР. Т. 13. № 9. С. 29—33.

1967. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 16. С. 5—41.

1971. Палинологический анализ обножек, собираемых пчелами в Абовянском районе Армянской ССР // Тр. АрмНИИ животноводства и ветеринарии. Т. 11. С. 313—328. (Совместно с В. С. Степанян, А. А. Маркосян).

1973. Палинология порядка *Campanulales* s. l. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., Наука. С. 90—93.

1975. Палиноморфология семейства *Loasaceae* // Палинология. Ереван. С. 5—19.

1980. Палиноморфология семейства *Calyceracae* // Систематика и эволюция высших растений. Л., Наука. С. 57—64.

1986. Палиноморфология семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* // Бот. журн. Т. 71. № 8. С. 1003—1009.

1994. Исследование поллинозов в Ереване // Арохчапаутюн. № 3—4. С. 17—18. (Совместно с М. И. Праля, А. М. Айрапетян).

1999. Палиноморфология аллергенных злаков флоры Армении // Фл., растит. и раст. рес. Армении. Вып. 12. С. 45—47. (Совместно с А. К. Мехакян, А. К. Агасарян).

2002. К терминологии сложных апертур // Фл., растит. и раст. рес. Армении. Вып. 14. С. 64—67. (Совместно с А. М. Айрапетян).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 5)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Pseudosclerochloa Tzvel. *gen. nov.* 840
Pseudosclerochloa rupestris (With.) Tzvel. **comb. nov.** 841
Pseudosclerochloa kengiana (Ohwi) Tzvel. **comb. nov.** 841
Puccinellia qinghaica Tzvel. **sp. nov.** 842

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

Sequoioxylon sachalinicum Blokhina **sp. nov.** 844

ХРОНИКА

© Л. В. Хорун

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ АДВЕНТИВНОЙ И СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ В РЕГИОНАХ СНГ» (ТУЛА, 15—17 МАЯ 2003 г.)

L. V. KHOROON. THE INTERNATIONAL CONFERENCE «STUDIES OF ADVENTIVE AND SYNANTHROPIC FLORA IN CIS» (TULA, MAY 15—17, 2003)

Тульский государственный педагогический университет им. Л. Н. Толстого
300026 Тула, пр. Ленина, 125
E-mail: amygdalus@tula.net
Поступила 05.11.2003

15—17 мая 2003 г. в Туле (Тульском государственном педагогическом университете им. Л. Н. Толстого — ТГПУ) прошла Международная научная конференция «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ». Конференция была организована кафедрой высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), Ботаническим садом МГУ и ТГПУ при финансовой поддержке Ботанического сада МГУ и депутата Государственной думы РФ А. В. Коржакова. В состав Оргкомитета конференции входили: заведующий кафедрой высших растений биологического факультета МГУ А. К. Тимонин, директор Ботанического сада МГУ В. С. Новиков, заведующий кафедрой ботаники ТГПУ В. В. Иванищев, ботаники ТГПУ. Оргкомитет возглавляла ректор ТГПУ Н. А. Шайденко.

Представления о процессах формирования флоры на антропогенных местообитаниях сейчас переживают кризис, который вызван очевидным несоответствием между устоявшимися в отечественной науке представлениями об изменении флор под влиянием деятельности человека и накопившимися фактами. Это несоответствие обусловило актуальность оценки современного состояния и перспектив развития флористики. В странах дальнего зарубежья состояние отрасли науки, называемой на Западе инвазионной экологией растений, ежегодно рассматривается на конференциях, симпозиумах и рабочих совещаниях. В России последнее Международное совещание по этим вопросам проходило в Москве 1—3 февраля 1989 г. За прошедшие 14 лет накопился огромный фактический материал, требующий обобщения и теоретического осмысления, что и было основной задачей состоявшейся конференции.

Для участия в конференции представили материалы 156 участников, более 70 из которых приехали в Тулу. Приятно отметить участие в работе конференции коллег из ближнего зарубежья, постсоветский разрыв научных связей с которыми ощущается до сих пор.

В ходе работы конференции состоялись 2 пленарных заседания под председательством **В. С. Новикова** (Ботанический сад МГУ, Москва) и **Д. В. Гельтма-**

на (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — БИН РАН, С.-Петербург), 2 секции и круглый стол, ведущими которых были **А. В. Чичев** (Московская сельскохозяйственная академия, Москва), **В. Г. Папченков** (Институт биологии внутренних вод РАН, Борок) и **С. Р. Майоров** (МГУ, Москва).

Открывая пленарное заседание, **В. С. Новиков** особо отметил приоритетные задачи ботанического сообщества в области изучения адвентивных и синантропных растений: поиск путей совершенствования методических подходов к изучению заносных видов, повышение объективности оценки степени натурализации и активности видов адвентивной и синантропной флоры, регулирование (в том числе и законодательное) распространения инвазионных видов, совершенствование терминологического аппарата, усиление исследований региональных адвентивных флор и урбанофлор. Трактовка экономико-биологического понятия «инвазионный вид», подход англоязычных исследователей к классификации этого феномена и необходимость его коллегиального изучения были предметом доклада **Д. В. Гельтмана. Ю. К. Виноградова** (Главный ботанический сад РАН) представила результаты многолетнего экспериментального изучения растительных инвазий, проведенного ею на примере рода *Bidens*. Общие вопросы динамики адвентивных видов на урбанизированных территориях затронули **В. К. Тохтарь** (Донецкий ботанический сад НАН Украины) на примере Донецкой обл. Украины, **А. Н. Пузырев** (Удмуртский государственный университет — УГУ, Ижевск) на примере Удмуртии, **Н. Р. Маркелова** и **А. А. Нотов** (Тверской государственный университет, Тверь) на примере Тверской обл. О роли палеоботанических исследований в познании истории распространения синантропных видов растений в Удмуртии и результатах таких исследований сообщил **В. В. Туганаев** (УГУ). Попытке создания математической модели динамики адвентивной флоры Тульской области за 200 лет был посвящен доклад **В. Г. Захарова** (Институт механики сплошных сред РАН, Пермь), **Д. Д. Соколова** (МГУ) и **Л. В. Хорун** (ТГПУ).

2 пленарных доклада выходили за рамки ботанической тематики, однако в широком смысле они имели непосредственное отношение к проблемам антропогенно обусловленного флорогенеза: **Д. Д. Соколов** (физический факультет МГУ) представил сообщение о неоднозначности подхода к глобальным климатическим изменениям, наблюдаемым в последнее время. **А. С. Раутиан** (Палеонтологический институт РАН, Москва) сконцентрировал внимание на проблемах сопряженной эволюции сообщества и его биоты в геологическом масштабе времени.

Секционные заседания были посвящены итогам изучения и анализу региональных адвентивных и синантропных флор и урбанофлор.

Острая полемика возникла при обсуждении круга вопросов, связанных с обработкой и обобщением информации, в первую очередь флористических списков адвентивных видов, обнаруженных в разных регионах в обозримый промежуток времени. Этой тематике было посвящено заседание круглого стола, которое вел **С. Р. Майоров**. Ведущий сконцентрировал внимание коллег на таксономических проблемах, неизбежно возникающих при составлении и сравнении территориальных флористических списков. В большинстве случаев неточная таксономическая интерпретация наряду с неправильным определением не позволяет корректно оценить биологические явления, происходящие вне естественного ареала вида. **С. Р. Майоров** призвал к координации усилий российских ученых в этом направлении и предложил создать интернет-проект о заносных растениях, направленный на расширение обмена информацией российских и западных исследователей, что могло бы привести к уменьшению числа ошибок и неточностей при определении и оценке таксономического статуса обнаруженного растения. Свой опыт накопления флористических сведений по адвентивной флоре Средней России представила **О. В. Морозова** (Институт географии РАН, Москва).

Детальную информацию о тематике и содержании выступлений можно получить, ознакомившись со сборником материалов конференции.

17 мая состоялись автобусные экскурсии в Музей-усадьбу Л. Н. Толстого «Ясная Поляна» и военно-исторический музей-заповедник «Куликово Поле». С большим интересом участники конференции отнеслись к ознакомлению с природными комплексами Ясной Поляны и попытками воссоздания усадебного типа хозяйствования на территории музея. К сожалению, погода помешала выполнить часть ботанической программы экскурсий, ознакомиться с ландшафтами и флористическим составом охраняемых степных урочищ в районе Куликова Поля.

На конференции приняли резолюцию, в которой было отмечено, что проблема появления, распространения и внедрения заносных растений в естественные сообщества имеет первостепенное значение для обеспечения экологической безопасности России и сопредельных стран. Важнейшей основой работ по данной проблеме является изучение региональных флор.

В резолюции участники конференции высказались за поддержание инициативы Института географии РАН по созданию базы данных о заносных видах флоры России и сопредельных стран и призвали всех исследователей флоры оказывать максимальную поддержку этому проекту. Было предложено образовать рабочие группы для координации исследований по ряду отдельных заносных видов. Создание рабочей группы было признано необходимым также для выявления и изучения динамики распространения адвентивных видов на особо охраняемых природных территориях. Перспективным направлением работ была определена разработка региональных кадастров инвазионных (внедряющихся) видов.

Благодарности

Участники конференции выражают благодарность ботаникам и руководству Тульского педагогического университета и Московского университета за прекрасную организацию ее работы. Следующую конференцию планируется провести в 2006 г. в г. Ижевске (Удмуртский государственный университет).

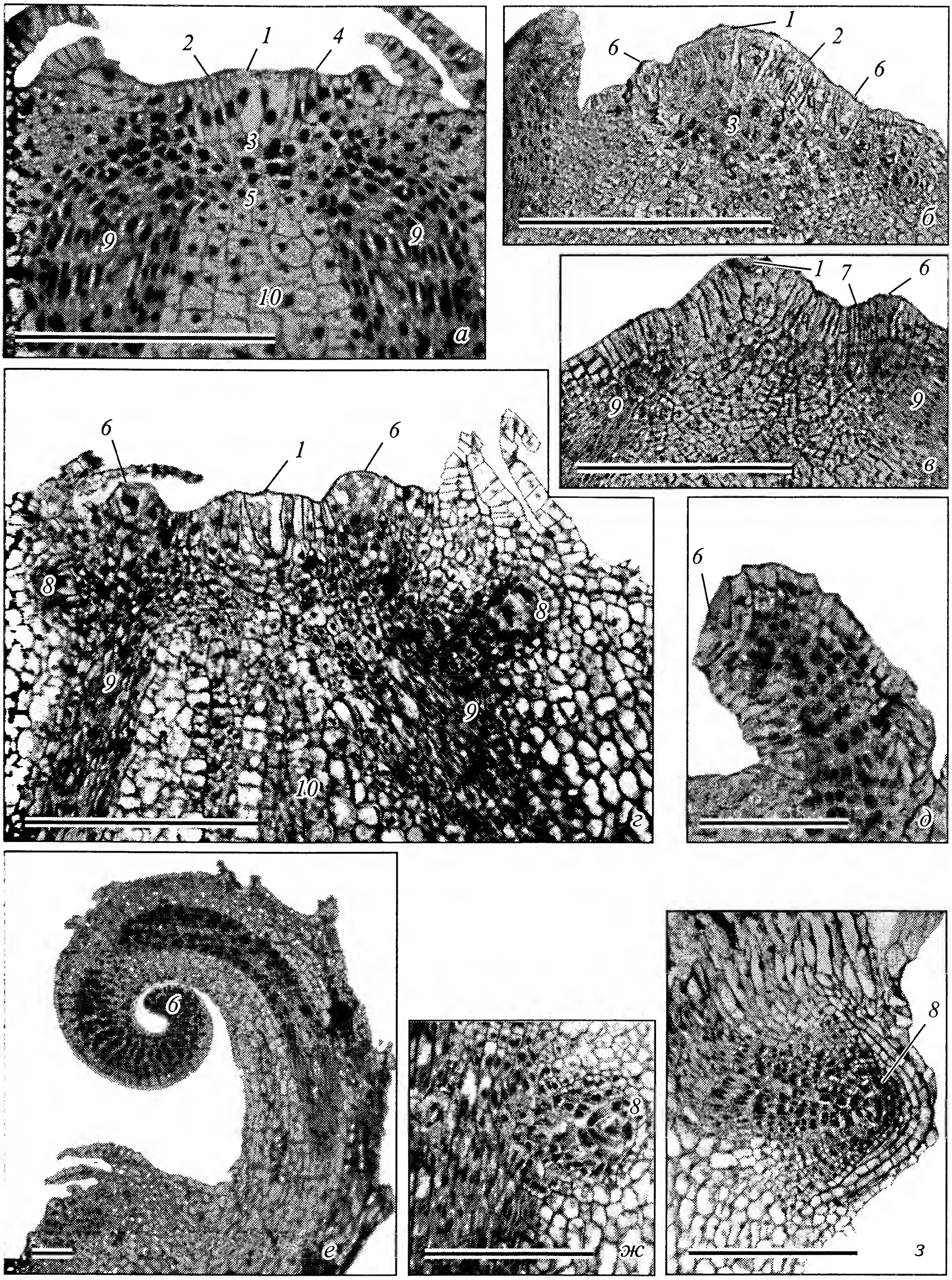


Таблица I. Продольные срезы апекса, зачатка листа и корня.

а — *Gymnocarpium dryopteris*; *б* — апекс *Athyrium filix-femina* в момент обособления инициальной клетки листа; *в* — апекс *Athyrium filix-femina* с листовыми примордиями; *г* — апекс *Phegopteris connectilis*; *д*, *е* — зачаток листа *Gymnocarpium dryopteris*; *ж*, *з* — зачаток корня *Gymnocarpium dryopteris*. *1* — инициальная клетка корневища; *2*, *3* — зоны поверхностных и подповерхностных инициалей; *4*, *5* — периферическая и центральная части чашевидной зоны; *6* — инициальная клетка листа; *7* — «смятые» в результате «разрастания» инициальной клетки листа клетки; *8* — инициальная клетка корня; *9* — прокамбий; *10* — сердцевина. Масштабная линейка — 200 мкм.

К с. 711

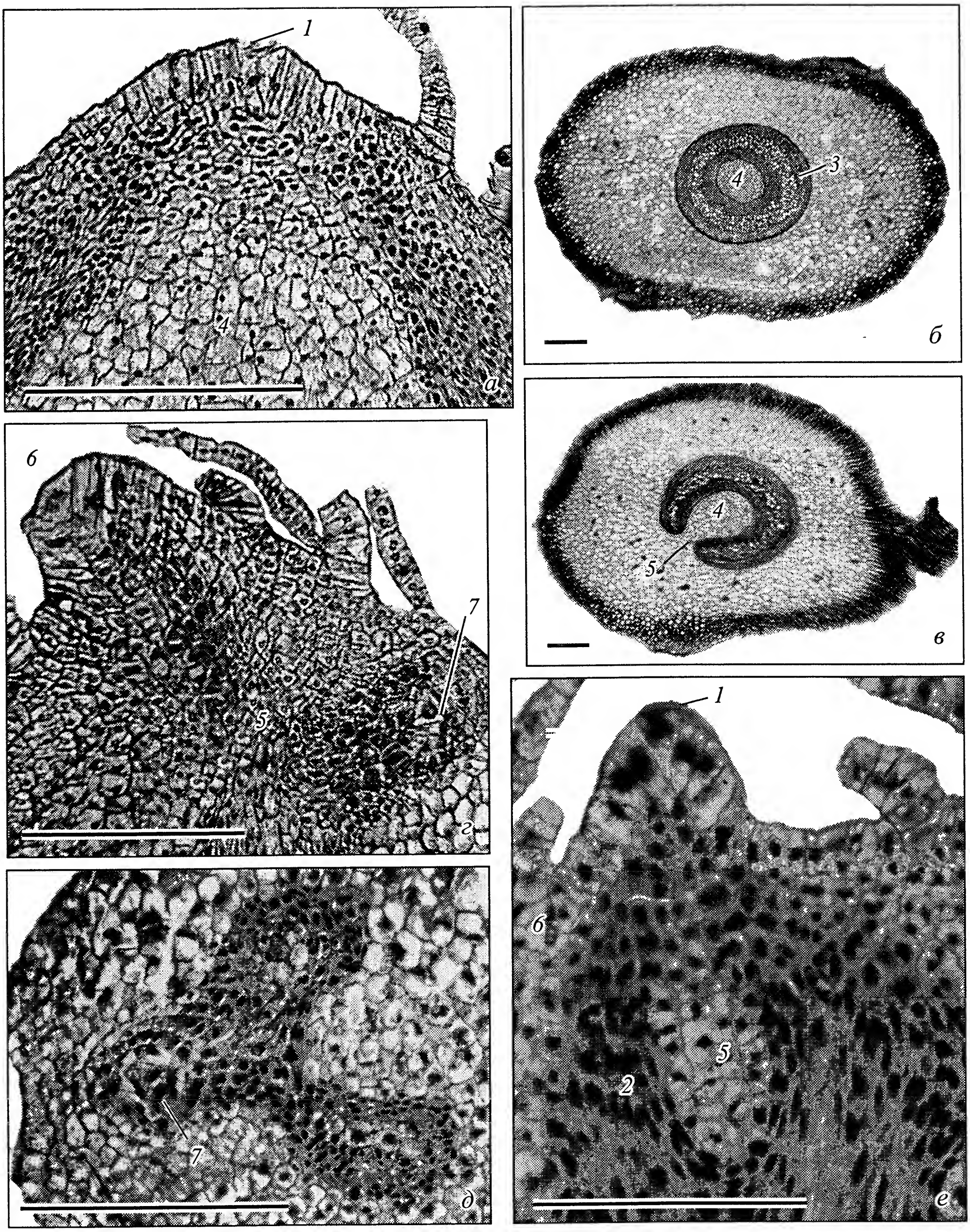


Таблица II. Столон и корневище.

а — апекс столона *Matteuccia struthiopteris*; *б*, *в* — поперечные срезы столона *Dryopteris carthusiana*; *г* — лист и корень в апексе *Gymnocarpium dryopteris*; *д* — фрагмент поперечного среза корневища *Gymnocarpium dryopteris*; *е* — тангентальный срез зачатка листа *Gymnocarpium dryopteris*. *1* — инициальная клетка корневища, *2* — прокамбий, *3* — кольцо проводящих тканей, *4* — сердцевина, *5* — паренхима листовой лакуны, *6* — инициальная клетка листа, *7* — инициальная клетка корня. Масштабная линейка — 200 мкм.

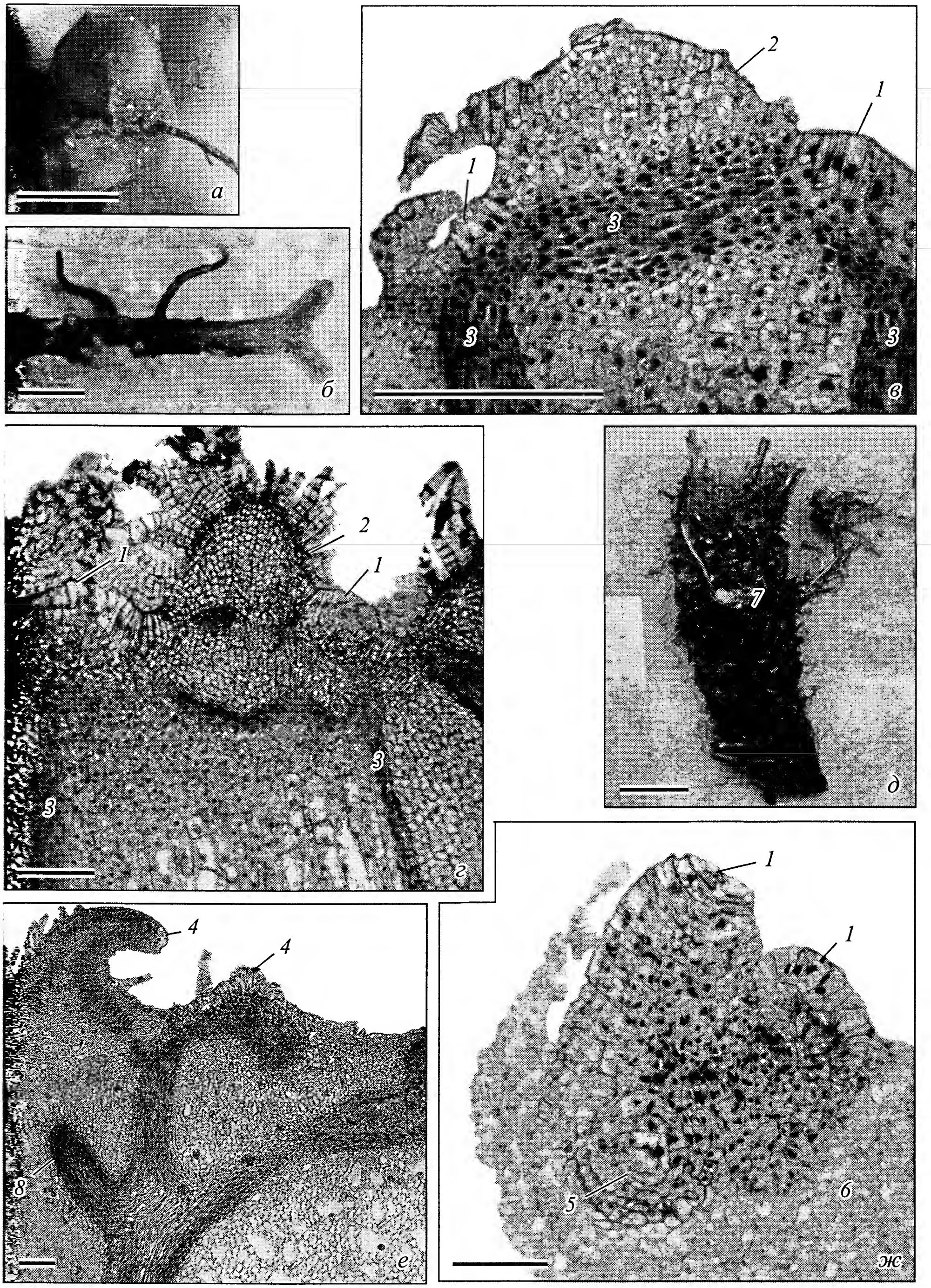


Таблица III. Корневище.

а — верхушка ветвящегося корневища *Pteridium aquilinum*; *б* — верхушка ветвящегося корневища *Gymnocarpium dryopteris*; *в*, *г* — продольный срез апекса ветвящихся корневищ *Gymnocarpium dryopteris* и *Pteridium aquilinum*; *д* — столоны на корневище *Dryopteris carthusiana*; *е* — продольный срез верхушки корневища *Dryopteris carthusiana*: *ж* — развивающийся на гаметофите молодой спорофит *Athyrium filix-femina*. *1* — апикальные клетки ветвей; *2* — паренхиматизировавшийся апекс материнского корневища; *3* — прокамбий; *4* — инициальная клетка листа; *5* — инициальная клетка корня; *6* — гаметофит; *7* — столоны, развивающиеся из придаточных почек; *8* — проводящие ткани придаточной почки. Масштабные линейки: *а*, *б* — 1 см; *в*, *г*, *ж*, *е* — 100 мкм; *д* — 5 см.

К ст. Н. И. Блохиной, с. 844

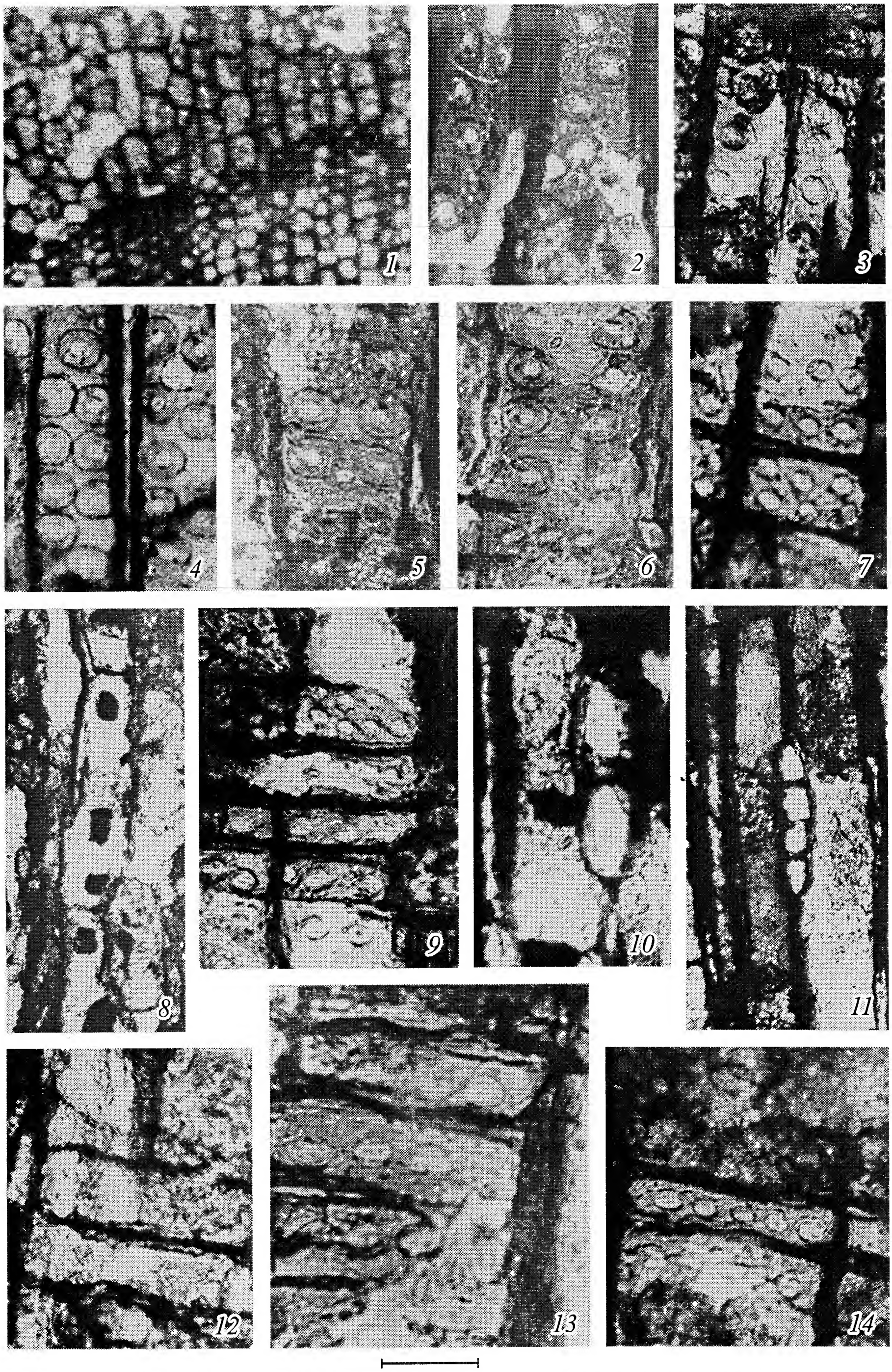


Таблица. *Sequoioxylon sachalinicum*, голотип (обр. № 12/757-15).

Срезы: *1* — поперечный; *2—9*, *12—14* — радиальный; *10*, *11* — тангентальный. *1* — граница годичного кольца, переход от ранней древесины к поздней; *2*, *3* — однорядная поровость стенок трахеид, крассулы между однорядными порами (*2*); *4—6* — двурядная супротивная поровость стенок трахеид, крассулы между двурядными порами (*5*, *6*): *8* — тяжевая (осевая) паренхима с гладкими поперечными стенками; *10*, *11* — лучи, поры на стенках трахеид (*10*): *12*, *14* — краевая лучевая трахеида; *7*, *9*, *13*, *14* — поровость полей перекреста. Масштабная линейка, мкм: *1* — 213: *3*, *8*, *11* — 48; *2*, *4*, *5—7*, *9*, *10*, *12*, *14* — 30; *13* — 19.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 5)

Page

Romanova M. A., Borisovskaya G. M. Principles of the structural organization of fern vegetative body: ontogenetic approach to the problem 705

Sedelnikova T. S., Muratova E. N., Pimenov A. V., Efremov S. P. Karyological features of bog and dry valley populations of *Picea obovata* in West Siberia 718

Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Sphagnum-spruce forests in European Russia 734

Sheremetjev S. N. Diurnal transpiration dynamics of herbaceous plants on a soil moisture gradient 749

COMMUNICATIONS

Kolyasnikova N. L. The reproductive biology of some perennial species of *Astragalus* (*Fabaceae*) 774

Yurtseva O. V., Kramina T. E. On the hybrid origin of *Polygonum boreale* (*Polygonaceae*) at the White Sea 781

Avanesova A. A. Dynamics of vegetation in Streletskaya Steppe (Central-Chernozem Reserve) under different conservation regimes 796

Korshikov I. I., Kalafat L. A., Tunda S. N., Velikoridko T. I. Allozyme variability in the populations of *Pinus sylvestris* and *P. cretacea* in Ukraine 812

Sherstneva O. A. Pigment apparatus in submerged leaves of some *Potamogeton* species (*Potamogetonaceae*) under different light conditions 821

Buinova M. G., Badmaeva N. K. The content of chlorophyll in the members of halophytic flora in the environs of Solenoye Lake (West Transbaicalia) 829

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tzvelev N. N. The new genus *Pseudosclerochloa* and the new species *Puccinellia qinghaica* of the family *Poaceae* 839

Blokhina N. I. The new species *Sequoioxylon sachalinicum* (*Taxodiaceae*) from the Tertiary deposits of the West Sakhalim 843

FLORISTIC RECORDS

Zhuravleva S. E., Urbanavichus G. P. Addition to the lichen flora of the Southern Ural Mountains 852

Artamonov A. A. New ergasiofigophytes in the flora of the Middle Russia 855

Komzha A. L. Floristic records in the Northern Ossetia. 1 860

Shhagapsoev S. H., Kirzhinov G. H. Floristic records in Kabardino-Balkaria (Central Caucasus) 866

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Chebotar A. A., Postolake G. G. Tatiana Sergeevna Geideman (1903—1995): on the 100-years anniversary 868

Hayrapetyan A. M. Yevgenia Michajlovna Avetisyan: on the occasion of her 80th anniversary 870

Index of new plant names 874

CHRONICLES

Khoroon L. V. The international conference «Studies of adventive and synanthropic flora in cis» (Tula, may 15—17, 2003) 876

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 5)

Стр.

Романова М. А., Борисовская Г. М. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход 705
Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири 718
Василевич В. И., Бибикова Т. В. Сфагновые ельники Европейской России 734
Шереметьев С. Н. Дневная динамика транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы 749

СООБЩЕНИЯ

Колясникова Н. Л. Репродуктивная биология некоторых многолетних видов *Astragalus* (*Fabaceae*) 774
Юрцева О. В., Крамина Т. Е. О гибридном происхождении *Polygonum boreale* (*Polygonaceae*) на Белом море 781
Аванесова А. А. Динамика растительности Стрелецкой степи (Центральночерноземный заповедник) при разных режимах охраны 796
Коршиков И. И., Калафат Л. А., Тунда С. Н., Великоридько Т. И. Аллозимная изменчивость в популяциях *Pinus sylvestris* и *Pinus cretacea* на Украине 812
Шерстнёва О. А. Пигментный комплекс подводных листьев некоторых видов *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в разных условиях освещенности 821
Буинова М. Г., Бадмаева Н. К. Содержание хлорофиллов у представителей галофитной флоры окрестностей озера Соленого (Западное Забайкалье) 829

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Цвелёв Н. Н. Новый род — *Pseudosclerochloa* и новый вид *Puccinellia qinghaica* семейства *Poaceae* 839
Блохина Н. И. *Sequoioxylon sachalinicum* (*Taxodiaceae*) — новый вид из третичных отложений Западного Сахалина 843

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Журавлева С. Е., Урбанавичюс Г. П. Дополнение к флоре лишайников Южного Урала 852
Артамонов А. А. Новые эргазиофигофиты во флоре Средней России 855
Комжа А. Л. Флористические находки в Северной Осетии. 1 860
Шхагапсоев С. Х., Киржинов Г. Х. Флористические находки в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) 866

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Чеботарь А. А., Постолаке Г. Г. Татьяна Сергеевна Гейдеман (1903—1995): к 100-летию со дня рождения 868
Айрапетян А. М. Евгения Михайловна Аветисян (к 80-летию со дня рождения) . . 870
Указатель новых названий растений 874

ХРОНИКА

Хорун Л. В. Международная научная конференция «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ» (Тула, 15—17 мая 2003 г.) 876

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 5. 705—880.